АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV, ВЫП. 3

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1955

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1955

ТОМ XXXIV | май — июнь | ВЫПУСК 3

Адрес редакции:

Москва Б-64, Подсосенский пер., д. 21,

Издательство Академии наук СССР,

Редакция «Зоологического журнала»

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

New system of soil culture + the tasks of agricultural entomology.

НОВАЯ СИСТЕМА ОБРАБОТКИ ПОЧВЫ И ЗАДАЧИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ ЭНТОМОЛОГИИ[1]

В. Н. ЩЕГОЛЕВ

Ленинградский сельскохозяйственный институт

За последнее время внимание всех специалистов по сельскому хозяйству приковано к новой системе обработки почвы и посева, разработанной колхозным ученым, директором Шадринской опытной станции Терентием Семеновичем Мальцевым. Многочисленные производственные опыты, проведенные на полях колхоза «Заветы Ленина», Шадринского района, Курганской области, а также специальные исследования показали, что предложенный им комплекс агроприемов позволяет получать высокие и устойчивые урожаи сельскохозяйственных культур.

Многие считают, что система Т. С. Мальцева представляет собой не простой комплекс агромероприятий, а является основой для создания новой системы земледелия. В отличие от травопольной системы земледелия, в свое время научно обоснованной акад. В. Р. Вильямсом, при новой системе, предложенной Т. С. Мальцевым, можно добиться повышения плодородия почвы при помощи однолетних культур при условии существенных изменений в агротехнике их возделывания и, в частности, при условии резкого изменения общепринятой системы обработки почвы.

Наиболее существенные изменения в системе обработки почвы по методу Т. С. Мальцева прежде всего заключаются в замене обычной обработки почвы, с оборотом пахотного слоя, глубоким рыхлением почвы специальными плугами без отвалов. Такая замена мотивируется тем, что при ежегодной вспашке почвы с оборотом пласта снижается почвенное плодородие, не происходит накопления органических веществ и не создается прочной структуры почвы.

В своем докладе на Всесоюзном совещании в колхозе «Заветы Ленина», проходившем 7—10 августа 1954 г., Т. С. Мальцев указывает, что «понижают почвенное плодородие, разрушают структуру почвы не сами однолетние растения, а ежегодная вспашка, вспашка с переворачиванием пахотного слоя».

Чтобы исключить такое неблагоприятное влияние обычно принятых обработок почвы, Т. С. Мальцев рекомендует для условий Курганской области новую систему обработки почвы. Основным звеном этой системы является прежде всего обработка чистого пара, подготовляемого под посев пшеницы (в условиях Курганской области — яровой пшеницы). На паровом поле рекомендуется проводить многократные лущения почвы дисковыми лущильниками и два глубоких (на 40—50 см) рыхления почвы особыми плугами без отвалов. Такая система обработки парового поля дает возможность полного уничтожения ряда видов сорных растений (в том числе наиболее злостного из них — овсюга) и сохраняет почвенную влагу.

---

[1] Доложено на VII Всесоюзном планово-методическом совещании в Ленинграде в ноябре 1954 г.

На других клиньях севооборота вместо глубокой вспашки под яровые культуры рекомендуется проводить мелкое поверхностное лущение стерни осенью дисковыми лущильниками и весеннюю предпосевную культивацию особой лаповой бороной. Таким образом, и эти обработки почвы, по мнению Т. С. Мальцева, исключают необходимость специальной зяблевой вспашки плугами с предплужниками. Следовательно, во всех случаях обработок почвы, предлагаемых Т. С. Мальцевым, исключается перемещение верхнего слоя почвы в нижние горизонты.

Указанная новая система обработки почвы позволяет, по мнению Т. С. Мальцева, благоприятно разрешить три основных вопроса: накопление питательных веществ в почве, накопление в почве влаги и уничтожение наиболее опасных видов сорных растений (в частности овсюга, пырея).

Известно, что любая система приемов агротехники становится наиболее эффективной тогда, когда она оказывает воздействие на весь комплекс основных факторов, определяющих урожай. Недостаточное воздействие на какой-либо существенный фактор может привести к тому, что и вся система не будет давать в полной мере ожидаемого результата.

К числу существенных факторов, нередко значительно влияющих на продуктивность сельскохозяйственных растений, на их урожай, следует отнести многие виды и группы вредных для растений организмов и в первую очередь — вредных насекомых. В связи с указанным одной из ближайших и ответственных проблем, стоящих перед энтомологами, является оценка того влияния на энтомофауну, на повреждаемость растений, которое окажет на них новая система обработки почвы в том виде, как ее рекомендует Т. С. Мальцев, и при разных ее видоизменениях в соответствии с местными условиями. В настоящее время в большинстве краев и областей и даже районов заложены специальные пориозводственные опыты, имеющие целью определить в конкретных условиях значение новых приемов обработки почвы, творчески освоить и улучшить эти приемы в соответствии с местными условиями. Энтомологи должны путем регулярных учетов численности вредных насекомых в разных вариантах опыта и оценки поврежденности растения, а также путем постановки специальных экспериментов в полевых и в лабораторных условиях оценить значение новой системы обработки почвы в защите растений от вредителей.

Такую оценку тем более необходимо сделать потому, что подавляющее число видов вредных насекомых в полевых севооборотах в своем развитии теснейшим образом связано с почвой, которая является для многих из них основной средой обитания. В частности, из вредителей зерновых злаков почти все время обитают в почве проволочники (личинки жуков-щелкунов), чернотелки, большую часть своего цикла развития проходят в почве хлебные жуки, многие другие личинки пластинчатоусых, почти все время в почве живут разные виды медведок, в значительной степени связаны с почвой гусеницы озимой совки, хлебные жужелицы и другие вредители. Для многих видов вредных насекомых связь их с почвой выражается в том, что они либо откладывают в почву свои яйца (саранчовые, кузнечики), либо уходят в почву на зимовку или на окукливание (пшеничный и овсяный трипсы, луговой мотылек, зерновая совка и пр.).

Достаточно тесная связь с почвой характерна и для многих насекомых, повреждающих сахарную свеклу, например для многих видов долгоносиков, личинки и куколки которых обитают в почве, а жуки зимуют в ней. Многие виды насекомых, повреждающих хлопчатник, также связаны с почвой, в которой, например, окукливаются гусеницы хлопковой совки, карадрины и других совок.

Многочисленными исследованиями, проведенными в различных зонах на разных типах почвы, установлено, что плужная вспашка почвы (особенно с предплужниками) вызывает гибель огромного числа особей

вредных видов насекомых. Это, в частности, вполне доказано в отношении таких серьезных вредителей зерновых злаков, как гессенская муха, шведская муха, стеблевая совка, зерновые совки, хлебные жуки, разные виды трипсов, многие виды злаковых тлей и пр. При этом гибель насекомых, нередко достигающая 80—90%, происходит или в результате создания затруднений для их последующего вылета, или же вследствие того, что при ообороте пласта насекомые, обитающие в более глубоких слоях почвы, перемещаются в верхние слои, где они подвергаются действию неблагоприятных внешних условий и в массе поедаются многими насекомоядными птицами (грачами,скворцами и пр.). Работами Т. Г. Григорьевой (1950) установлено, что разрыхление почвы облегчает поедание яиц и личинок щелкунов многими видами мелких жужелиц.

Многие виды вредных насекомых в той или иной фазе своего развития зимуют на поверхности почвы под различными растительными остатками, внутри стеблей, на стерне и пр. Для уничтожения этой категории видов большое значение имеет сочетание таких приемов, как лущение стерни с последующей зяблевой вспашкой. Более подробные данные о влиянии обработок почвы приведены нами в сводке по агротехническим методам борьбы.

В докладе Т. С. Мальцева, сделанном им на совещании в августе 1954 г., и в других опубликованных им в печати материалах нет каких-либо прямых конкретных указаний на то, как повлияет новая система обработки почвы на вредных наскомых. В ответ на заданный на совещании вопрос о том, какое влияние оказывают на растения вредители сельскохозяйственных культур при новом способе обработки, Т. С. Мальцев (1954, стр. 208) дал такой ответ: «В этом отношении наблюдений не вели, особенных вредителей не наблюдали. Ответить затрудняюсь».

Новая система обработки почвы, несомненно, вызовет весьма большие изменения в численности как вредных, так и полезных насекомых. Энтомологи должны тщательно изучить эти изменения фауны при разных агрокомплексах в различных зонах.

В настоящей статье на основе ранее проведенных исследований по вопросу о влиянии обработок почвы на вредных насекомых мы даем прогноз тех изменений в составе и численности насекомых, которые может вызвать введение новой системы обработок почвы. В связи с этим особое внимание уделяется тем видам и группам насекомых, которые представляют наибольший интерес в отношении воздействия на них обработки почвы, и высказываются соображения о методике и технике предстоящих исследований.

Каковы же плюсы и минусы мальцевской системы в отношении ее воздействия на энтомофауну?

Несомненным плюсом новой системы обработки почвы является резкое уменьшение количества сорных растений в результате многократных обработок парового поля.

Как известно, Т. С. Мальцев предусматривает следующую систему обработки парового поля, подготовляемого под посев пшеницы: 1) осеннее лущение стерни на 7—8 см дисковыми лущильниками; 2) ранневесеннее закрытие влаги боронованием; 3) после появления всходов сорняков — снова обработка дисковыми лущильниками; 4) вспашка плугами без отвалов в начале июня на 40—50 см и последующее (раздельное) боронование; 5) поверхностные лущения дисковыми орудиями по мере появления всходов сорняков; 6) закрытие влаги легким боронованием после каждого дождя; 7) вторичная (августовская) глубокая безотвальная вспашка плугами (на 40—50 см) в поперечном направлении по отношению к первой пахоте с последующим боронованием; 8) еще одно осеннее лущение (если будут всходы сорняков); 9) весеннее закрытие влаги; 10) предпосевная обработка лапчатыми боронами; узкорядный или перекрестный сев.

Нет оснований сомневаться в том, что указанная многократная обработка почвы на паровых полях вызовет ухудшение условий для размножения таких вредных насекомых, как озимая и восклицательная совки, гусеницы которых выкармливаются на пару за счет сорных растений. Такая обработка пара сделает также невозможным развитие на парах хлебных жужелиц, стеблевой совки, чернотелок, лугового мотылька, серого свекловичного долгоносика. Надо полагать, что периодическое уничтожение на парах злаковых сорняков, в частности овсюга и пырея, вызовет гибель заселяющих их злаковых тлей и злаковых мух.

Недостаточно ясен вопрос о том, как повлияет обработка парового поля на личинок жуков-щелкунов — проволочников и личинок хлебных жуков. С одной стороны, уничтожение пырея и общее уменьшение сорной растительности ухудшит условия питания проволочников, многократные поверхностные лущения пара вызовут более активное поедание личинок щелкунов жужелицами (облегчение встречи хищника с жертвой), глубокие безотвальные обработки могут вызвать гибель куколок щелкунов. Однако отсутствие вспашки с оборотом пласта, вероятно, приведет к уменьшению гибели личинок щелкунов, так как они будут в меньшем количестве поедаться насекомоядными птицами.

Таким образом, при оценке влияния системы обработки парового поля по методу Т. С. Мальцева основное внимание должно быть обращено на то, как эта обработка повлияет на проволочников и на личинок хлебных жуков и других пластинчатоусых насекомых. Для видов насекомых, связанных в своем питании с сорной растительностью на паровом поле, следует проверить правильность сделанного нами прогноза.

Переходим к рассмотрению вопроса о том, какое влияние может оказать система Т. С. Мальцева на таких злаковых мух, как шведская муха, гессенская муха, просяной комарик и др.

Если взять мальцевскую систему в том виде, в каком она осуществлялась на полях колхоза «Заветы Ленина», Шадринского района, Курганской области, то можно полагать, что в ней имеются многие элементы, ухудшающие условия развития и уменьшающие размножение таких злаковых мух, как, например, шведская и гессенская. Прежде всего заслуживает быть отмеченным то обстоятельство, что во всех севооборотах, принятых в колхозе «Заветы Ленина», совершенно отсутствовали клинья с озимыми злаками и совсем не было клиньев с многолетними травами.

В этом колхозе применялись следующие основные севообороты:

I. Четырехпольный с чередованием: 1) пар, 2) яровая пшеница, 3) однолетние травы (главным образом бобовые) на сено и на зерно, 4) яровая пшеница.

II. Пятипольный с чередованием: 1) пар, 2) пшеница яровая, 3) овес, 4) однолетние травы на сено и на зерно, 5) яровая пшеница.

III. Прифермский восьмипольный 1) одно поле под паром, 2—3) два поля под картофелем, 4) одно поле под корнеплодами, 5—6) однолетние травы на зеленый корм, 7—8) два поля силосных культур.

IV. Лугопастбищный шестипольный: 1—2) два поля зернофуражных культур, 3—4—5—6) четыре поля смеси люцерны с костром безостым.

Известно, что такие злаковые мухи, как шведская, гессенская, зеленоглазка, меромиза и др., в своем последнем осеннем поколении развиваются на озимых злаках или на злаковых сорняках. Озимых злаковых растений в севооборотах у Т. С. Мальцева не было, следовательно, не было и возможностей развития на них мух. Поля были чистыми от таких злаковых сорняков, как овсюг и пырей.

Возможность размножения злаковых мух и других вредителей злаков на падалице и сорняках на стерне хлебных злаков также была почти исключена, так как на стерне были осуществлены следующие обработки:

1) послеуборочное дискование (на 7—8 см) поля (с прикатыванием кольчатым катком), которое облегчает прорастание сорняков и падалицы; 2) повторное (в поперечном направлении) дискование осенью; 3) весеннее боронование для закрытия влаги; 4) весеннее дискование после появления сорняков.

Такая обработка стерни после злаков, очевидно, будет вызывать гибель личинок злаковых мух и, конечно, сдерживать их размножение. Единственным возможным резервентом злаковых мух мог быть небольшой участок люцерны с костром и частично — участки лугопастбищного севооборота, а также луговые угодья.

Таким образом, ликвидация злаковых сорных растений на пару, уничтожение падалицы и сорняков на стерне при помощи ряда дискований, отсутствие кормовой базы для личинок злаковых мух в осенний период делают мало вероятным размножение мух в сколько-нибудь значительных количествах в тех условиях, в которых система Т. С. Мальцева была им реализована в колхозе.

Конечно, иное положение в отношении злаковых мух будет в тех хозяйствах, где, наряду с яровыми злаками, будут клинья озимых злаков; там, где будут многолетние травы в комбинации со злаковыми травосмесями; там, где много луговых угодий со злаковым разнотравьем. В этих условиях необходимо подбирать такие злаковые травы, которые относительно меньше заражаются шведской и другими злаковыми мухами.

Положительной стороной системы обработки почвы, предлагаемой Т. С. Мальцевым, является то, что при этом способе обработки увеличивается влажность почвы. Бóльшая влажность почвы обеспечивает лучший рост и развитие зерновых злаков; у них наблюдаются бóльшая интенсивность кущения, более мощный рост, отмечается некоторое (на 6—7 дней) ускорение развития первых фаз роста и ускорение созревания.

Все эти показатели являются положительными и в отношении защиты злаков от повреждения многими вредными насекомыми.

На выживаемость вредных насекомых, обитающих в почве, увеличение ее влажности, конечно, окажет различное влияние в связи с ксерофилией или, наоборот, гигрофильностью разных экологических групп насекомых.

Перехожу к рассмотрению весьма важного вопроса о влиянии на энтомофауну безотвального глубокого рыхления и обычной глубокой вспашки плугами с предплужниками.

Новая система обработки почвы, предлагаемая Т. С. Мальцевым, как мы уже отмечали, совершенно исключает вспашки с оборотом пласта. Из проведенных ранее многочисленных исследований известно, что глубокая ранняя зяблевая вспашка с оборотом пласта является отличным приемом, позволяющим уничтожать очень многих вредных насекомых.

Не будем приводить многочисленных примеров. Цифровые данные по этому вопросу опубликованы в сводке по агротехническим методам борьбы (Щеголев, 1938). Отметим, что ранняя глубокая зяблевая вспашка является существенным способом борьбы с такими, например, вредителями, как луговой мотылек, стеблевой мотылек, хлопковая совка, гессенская муха, просяной комарик, стеблевые хлебные пилильщики, пшеничный трипс, гороховые плодожорки, паутинный клещ, многие виды тлей, и другими насекомыми.

Уничтожение вредных насекомых в результате глубокой вспашки с оборотом пласта происходит главным образом в результате следующих причин: 1) создания препятствий для последующего вылета тех видов насекомых, которые перемещаются с поверхности почвы и из верхнего слоя в более глубокие горизонты почвы; 2) выбрасывания из более глубоких

слоев почвы на поверхность, где насекомые могут быть уничтожены в результате поедания птицами, высыхания и пр.; 3) механических повреждений при вспашке; 4) перемещения в слои почвы с менее благоприятными условиями существования; 5) лишения пищи или нормальных мест зимовок.

Надо полагать, что безотвальная вспашка, хотя бы и глубокая, в большинстве случаев не обеспечит гибели вредных насекомых путем создания затруднений для их вылета. Малое значение в этом отношении имеет и поверхностная обработка почвы дисковыми лущильниками или лаповыми боронами. В связи с указанным можно предполагать, что замена зяблевой вспашки плугами с предплужниками может вызвать увеличение количества особей таких вредных насекомых, как луговой мотылек, стеблевой (кукурузный) мотылек, хлопковая совка и близкие к ней виды из рода Chloridea, гороховые листовертки (Laspeyresia), стеблевые хлебные пилильщики (Cephus pygmaeus L. и Trachelus tabidus F.), ряд видов злаковых мух, в частности гессенская муха, пупарии которой нередко остаются на стерне, на падалице злаков и на злаковых сорняках. Необходимо тщательное сравнительное изучение влияния на видовой состав и на численность насекомых обычной плужной вспашки с предплужниками и глубокой безотвальной вспашки по методу Т. С. Мальцева на разнообразных типах почвы при разном ее физическом состоянии (в том числе в отношении структуры и влажности), при применении различных типов почвообрабатывающих орудий. Весьма важно учитывать также и то обстоятельство, что такие приемы обработки почвы, как глубокая зяблевая вспашка с предплужниками, наряду с положительным значением, выражающимся в гибели многих видов вредных насекомых, в то же время вызывает гибель многих полезных видов насекомых.

Известно, что все виды насекомых, и в том числе все насекомые-фитофаги, во всех фазах своего развития заражаются многочисленными видами паразитов, относящихся преимущественно к отряду перепончатокрылых и двукрылых. Например, И. Д. Белановский (1940) отмечает двадцать видов паразитов гессенской мухи, многие из которых часто прекращают размножение этого опасного вредителя злаков. Как правило, паразиты вредных насекомых по своей величине значительно меньше своих хозяев, на которых они паразитируют, особенно при заражении ими яиц. Эти мелкие паразитические насекомые при вспашке с оборотом пласта будут погибать в первую очередь. Поэтому возможно, что вспашка без оборота пласта по методу Т. С. Мальцева в случае значительной зараженности вредных насекомых их паразитами будет не увеличивать количество особей вредных видов, а, наоборот, уменьшать их численность.

Известно, например, что многие виды паразитов мигрирующих тлей уничтожаются при глубокой вспашке, в то время как сами тли мигрируют на древесные и кустарниковые растения (Теленга, 1950). Несомненно, что при глубокой вспашке нередко уничтожается паразит яиц многих видов бабочек — трихограмма, а также паразиты черепашки — теленомусы, в то время как сами клопы улетают с полей в места с лиственными породами.

Указанное выше положение можно иллюстрировать на примере наиболее опасного вредителя сахарной свеклы — свекловичного долгоносика (Bothynoderes punctiventris Germ.).

Наблюдениями и специальными исследованиями ряда авторов, в том числе В. П. Поспелова (1905), Е. В. Зверезомб-Зубовского (1928) и др., выяснено, что свекловичный долгоносик великолепно приспособился к глубокой обработке почвы с оборотом пласта и что современная система обработки почвы является благоприятной для размножения этого вида. Недавно проведенными исследованиями П. М. Громакова (1940, 1941), Н. А. Теленги (1940, 1950) и Н. П. Дядечко (1950) выяснено весьма большое значение в размножении свекловичного долгоносика паразита

его яиц — яйцееда Caenocrepis bothynoderi Grom. В частности, Н. А. Теленга (1950, 1952) в своих работах отмечает, что развивающийся внутри яиц свекловичного долгоносика паразит-яйцеед ценокрепис, личинки которого зимуют внутри яиц хозяина, при вспашке на глубину 18—20 см погибает на 96%.

При безотвальной вспашке по методу Т. С. Мальцева такой гибели полезного насекомого, очевидно, происходить не будет. В связи с этим вполне вероятно, что обработка полей в свекловичных районах по системе Т. С. Мальцева может привести к значительному уменьшению численности свекловичного долгоносика и близких к нему видов долгоносиков.

Следует отметить, что численность вредных насекомых обычно наиболее велика в культурных биотопах, несмотря на многократную глубокую обработку полей на разных клиньях севооборота. Численность ряда видов, например вредителей злаковых культур, на целине всегда значительно меньше. Такое преобладающее количество особей вредных видов насекомых на культурных полях энтомологи обычно объясняют обилием корма и лучшим его качеством в культурных биотопах.

В ряде случаев такое явление, несомненно, имеет место. В частности, именно поэтому подсолнечниковая моль, перешедшая на подсолнечник с диких сложноцветных растений, стала в массе размножаться на культурных подсолнечниках (до введения панцырных, молеустойчивых сортов). К. Э. Линдеман (1880) еще в прошлом столетии, анализируя причины массовых размножений хлебных жуков (Anisoplia), указал, что «сельские хозяева превратили хлебного жука из безвредного сына степей в насекомое чрезвычайно вредное».

Однако одним пищевым фактором, как нам кажется, нельзя объяснить более высокую численность некоторых вредных видов насекомых на полях с культурными растениями в сравнении с целинными и залежными участками. Вполне вероятно, что в результате многократных глубоких оборотов пласта при вспашках мы невольно уничтожаем ряд мелких видов полезных паразитических и хищных насекомых, в том числе различных мелких яйцеедов. На изучение этой стороны вопроса, мало затронутой предыдущими исследованиями, энтомологи должны обратить серьезное внимание.

Большой и сложный вопрос о взаимоотношениях и взаимодействии насекомых с почвой как средой их обитания неоднократно изучался, и результаты были опубликованы в ряде работ, в том числе в наиболее обширной сводке М. С. Гилярова (1949), в наших работах по влиянию обработок почвы (Щеголев, 1938), в работах А. И. Зражевского (1951) в отношении свекловичного долгоносика, в работах Т. Г. Григорьевой (1950) и др.

Однако, несмотря на ряд проведенных работ, до сих пор вопрос о значении разных систем обработки почвы для размножения насекомых остается все еще далеко не ясным. Разные системы обработки почвы коренным образом и по-разному изменяют гигротермический режим почвы, ее физические свойства (в том числе и структуру), обеспеченность почвенным воздухом, его состав и многие другие условия. Все эти глубокие изменения, происходящие в почве под влиянием ее обработки, не могут не влиять на динамику численности популяций почвообитающих вредных и полезных видов насекомых.

Большая часть проведенных ранее работ касается преимущественно роли обработки почвы в создании затруднений для последующего вылета вредных насекомых из почвы и отчасти механических повреждений насекомых почвообрабатывающими орудиями. Однако и эти материалы основаны в значительной степени на эмпирических данных и еще не дают возможности сделать обобщающие выводы. Следует и эту часть работы провести на более высоком в методическом отношении уровне, разработав специальные приемы и более совершенную аппаратуру для исследований.

Недостаточно ясен вопрос о влиянии обработок почвы на состав и ди-

намику почвенного воздуха и в связи с этим — на характер и интенсивность газообмена насекомых в почве.

В своем докладе Т. С. Мальцев (1954, стр. 25), разбирая преимущества посева злаков и других культур по невспаханной стерне и мотивируя свои выводы цитатами из работы В. Р. Вильямса, указал, что на непаханной в течение ряда лет почве создаются анаэробные условия, губительно действующие на вредителей и микрофауну. Далее Т. С. Мальцев привел следующую цитату из работы В. Р. Вильямса: «Все эти вредные микроорганизмы, равно как и их зимующие стадии, принадлежат к аэробам, и совершенно очевидно, что длительное пребывание их в условиях анаэробиозиса приводит к их уничтожению, совершенно так же, как зерна хлебных злаков, заключенные в банку с притертой пробкой, быстро приходят к отмиранию».

Однако из всего вышесказанного нельзя делать вывод, что отсутствие обработки стерни может вызвать какие-либо неблагоприятные последствия для насекомых. Отрывочные и очень небольшие исследования по вопросу о влиянии аэробных процессов и о составе почвенного воздуха на численность и выживаемость и характер цикла развития насекомых не дают ясного ответа. Указанный вопрос достаточно сложен, но в то же время необходимость его изучения довольно определенна в отношении таких насекомых, как свекловичный долгоносик и личинки жуков-щелкунов (проволочники). Имеются предположения, что диапауза жуков свекловичного долгоносика находится в зависимости от состава почвенного воздуха. Изучая проволочников, Л. Т. Яцына (1948) сделал вывод, что в анаэробных условиях на травяных клиньях происходит гибель личинок щелкунов; это в дальнейшем оспаривалось некоторыми энтомологами Всесоюзного института защиты растений. Очевидно, что и этот вопрос в связи с новой системой обработки почвы, предложенной Т. С. Мальцевым, также ждет своих исследователей и должен найти место в ближайших планах научных учреждений.

Испытание в производственных условиях и внедрение в производство методов Т. С. Мальцева требуют творческого, хорошо продуманного подхода. Сам автор новой системы обработки почвы резко высказывается против догматизма в этом отношении. В своем докладе на совещании Т. С. Мальцев отмечает, что «для получения наибольшего урожая требуется особый подход к каждому отдельному участку. Надо,— указывает он, — изучить каждый клочок колхозной земли».

На Всесоюзном совещании в колхозе «Заветы Ленина» были разработаны схемы опытов по изучению новой системы обработки для различных зон СССР. На местах эти схемы применительно к особенностям районов были еще переработаны. Опыты, поставленные по этим схемам, дадут возможность осуществить в местных условиях проверку влияния новых методов обработки почвы на энтомофауну.

Наибольший интерес для оценки обработок почвы в энтомологическом отношении представляют: 1) сравнительное изучение безотвального глубокого рыхления со вспашкой обычными плугами с предплужниками, а также со вспашкой с отвалами и почвоуглубителем; 2) сравнительное изучение поверхностных обработок стерни дисковыми боронами с лущением ее и зяблевой вспашкой; 3) энтомологическое изучение севооборотов с различной степенью их уплотнения хлебными злаками; 4) изучение влияния на злаковых мух и других вредителей посевов в севообороте только яровых или, наоборот, только озимых злаков; 5) сравнительное изучение разных способов обработки поля под такие технические культуры, как сахарная свекла, хлопчатник и другие пропашные.

Учет влияния новой системы должен проводиться в отношении всего комплекса как вредных видов насекомых, так и их паразитов.

Из всех видов и групп насекомых необходимо особенно тщательно изучить в отношении воздействия на них разных способов обработки следую-

щие: из многоядных насекомых следует обратить внимание в первую очередь на щелкунов, озимую совку и близкие к ней виды подгрызающих совок, лугового мотылька, стеблевого (кукурузного) мотылька; из вредителей зерновых злаков — на гессенскую муху, просяного комарика, шведскую муху, хлебных жуков (Anisoplia), стеблевых пилильщиков, пшеничного и другие виды трипсов, зерновую совку, стеблевую совку; из вредителей однолетних бобовых растений — на различные виды листовертки, различные виды зерновок, акациевую огневку. Из вредителей сахарной свеклы наибольшее значение имеют обыкновенный свекловичный долгоносик и близкие к нему виды, свекловичный и другие виды клопов, свекловичная минирующая моль. Из вредителей хлопчатника в первую очередь следует оценить влияние системы обработок почвы на хлопковую совку и близкие к ней виды (шалфейную, люцерновую), малую наземную совку — карадрину, хлопковых тлей, хлопковую моль, паутинного клеща.

Энтомологическая оценка новых способов обработки почвы должна найти место в планах весьма большого числа исследовательских организаций в разных зонах.

Для того чтобы получить вполне доброкачественный и хорошо сопоставляемый материал по разным зонам, необходимо эти исследования осуществлять с соблюдением общих методических предпосылок при проведении работ. В качестве общих положений для разработки программы работ и методики ее осуществления необходимо учесть следующие положения.

Следует проводить исследования и учеты в течение всего периода ротации, имея в виду, что на большинстве видов насекомых влияние новой системы скажется не сразу. Наряду с данными о численности насекомых при разных вариантах и их распределении по участку, необходимо также собрать достаточно полные сведения по оценке поврежденности растений в разные фазы их роста, данные, характеризующие особенности роста и развития растений, данные по урожайности.

Экспериментальная оценка новой системы будет в разных местах осуществляться на разных по размеру участках, начиная с полного охвата ею всех полей севооборота и кончая мелкими делянками. Следует стремиться проводить энтомологические учеты на опытных участках с возможно большей площадью, так как на мелких участках вследствие перемещений насекомых данные могут быть неопределенными. Для оценки распределения насекомых по исследуемым участкам следует широко использовать для учетов численности метод биологической съемки.

При учетах насекомых, обитающих в почве (как постоянно, так и временно), необходимо стремиться к применению методов промывок почвенных образцов, которые, по данным Т. Г. Григорьевой (1938), дают гораздо более точные результаты.

Следует подчеркнуть, что количество проб для учета численности насекомых не может быть одинаковым повсеместно. При малой численности и пестроте размещения насекомых число проб должно быть значительно увеличено. Для получения надежных результатов следует определять математическим путем степень точности учетов, изменяя в зависимости от этого число проб.

Для многих видов насекомых учет их численности в почве и получение сравнимых данных о вылете из почвы при разных способах обработки можно получить путем применения различных конструкций почвенных фотоэклекторов. По нашим данным, фотоэклекторы дают хорошие результаты при учетах трипсов, стеблевых пилильщиков, тлей, различных видов перепончатокрылых и двукрылых насекомых (как вредных, так и полезных).

Для учета наземной фауны насекомых — для видов, обитающих в травостое,— следует широко использовать различные типы биоценометров, учитывая, что при применении их получаются более точные данные в срав-

нении с обычно применяемым очень экстенсивным и неточным способом «кошения сачком».

Работой по оценке влияния новой системы обработки почвы, предложенной Т. С. Мальцевым, на численность и размножение насекомых энтомологи могут дать много ценного для дальнейшего творческого освоения этой системы.

Эти исследования в конечном итоге дадут конкретные показатели тех изменений фауны, которые произойдут в связи с новой системой обработки почвы. В отношении видов насекомых, численность которых может увеличиться при новых способах обработки почвы, необходимо заблаговременно разработать другие способы их уничтожения.

Литература

Белановский И. Д., 1940. Паразити гессенської мухи і їх роль у регулюванні чисельности мухи в 1937—1938 рр., Киев — Львов.

Вильямс В. Р., 1949. Почвоведение, изд. 6-е, Сельхозгиз, М.

Гиляров М. С., 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых, Изд-во АН СССР, М.— Л.

Григорьева Т. Г., 1938. К методике учета почвенной фауны, Защита раст., № 17.— 1950. Пути использования агромероприятий в борьбе с проволочниками, Тез. докл. II Экол. конф. в Киеве, Киев.

Громаков П. М., 1940. Яйцеїд буряковского довгоносика, Доповіді АН УРСР, вип. 5, Кіїв.— 1941. О яйцееде свекловичного долгоносика, Сб. н.-иссл. работ по борьбе с свекловичным долгоносиком, изд. ВНИС, Киев.

Дядечко Н. П., 1950. О паразитах свекловичного долгоносика в Киргизской ССР, Науч. тр. Ин-та энтомол., Изд-во АН УССР, Киев.

Зверезомб-Зубовский Е. В., 1928. Насекомые, вредящие сахарной свекле, Киев.

Зражевский А. И., 1951. Агротехнические мероприятия по борьбе с обыкновенным свекловичным долгоносиком, Изд-во АН УССР, Киев.

Линдеман К. Э., 1880. Хлебный жук (Anisoplia austriaca), М.

Мальцев Т. С., 1954. О методах обработки почвы и посева, способствующих получению высоких и устойчивых урожаев сельскохозяйственных культур, Всесоюз. совещание в колхозе «Заветы Ленина» Шадринск. р-на Курганск. обл. 7—10 августа 1954 г., Стеногр. отчет, Сельхозгиз, М.

Мейер Н. Ф., 1929. Наездники, выведенные в России из вредных насекомых с 1881 по 1926 г., Изв. по прикладн. энтомол. ГИОА, т. IV, вып. 1, Л.

Пачосский И. К., 1910. Механическая обработка почвы как лучшее средство борьбы с врагами хлебных злаков, Одесса.

Поспелов В. П., 1913. Свекловичный долгоносик и меры борьбы с ним, СПб.

Теленга Н. А., 1940. Біологічний метод боротьби з буряковим довгоносиком, Вісті АН УРСР, № 7—8, Кіїв.— 1950. Паразит ценокрепис и его значение в размножении свекловичного долгоносика, Науч. тр. Ин-та энтомол., № 2, Изд-во АН УССР, Киев.— 1950а. Основные способы использования энтомофагов для биологического метода борьбы с вредителями и их теоретическое обоснование, там же.— 1950б. К вопросу об использовании паразитов сем. Aphididae в борьбе с мигрирующими тлями, там же.

Щеголев В. Н., 1938. Агротехнические методы защиты полевых культур от вредных насекомых и болезней, изд. 2-е, Сельхозгиз, М.—Л.— 1954. Направленная переделка условий существования насекомых как способ защиты сельскохозяйственных растений от повреждений, Чтения памяти Н. А. Холодковского, Изд-во АН СССР, Л.

Щеголев В. Н. (ред.), 1949. Сельскохозяйственная энтомология, Изд. 2-е, Сельхозгиз, М.— Л.

Яцына Л. Т., 1948. Борьба с проволочными червями в нечерноземной зоне, Сельхозгиз, М.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

О ПУТЯХ И ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ВИДООБРАЗОВАНИЯ[1]

А. Г. ШАРОВ

Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР

В развернувшейся на страницах наших биологических журналов дискуссии о происхождении видов имеются два противоположных взгляда. На одной стороне — сторонники классического дарвиновского взгляда, считающие, что новый вид возникает из старого постепенно, через обособление одной из его разновидностей или переход всего вида в новую разновидность, а затем в новый вид; на другой стороне — сторонники нового направления в учении о виде, считающие, что новый вид возникает из старого внезапно, очень быстро и без каких-либо промежуточных ступеней. Сторонники дарвиновского взгляда располагают только косвенными данными (индивидуальная изменчивость, борьба за существование, отбор, данные систематики и фаунистики); сторонники теории внезапного, скачкообразного происхождения видов приводят факты, трактуемые ими как случаи порождения одного вида другим. Эти факты можно разделить на четыре категории. К первой категории относятся факты в кавычках, измышления, не имеющие ничего общего с действительностью, как, например, утверждение, что кукушка может появляться из яйца пеночки и других птиц (Турбин, 1953). Ко второй категории относятся факты — к счастью немногочисленные — заведомого подлога и выдачи одного явления за другое, как, например, описанный случай «порождения» ели сосною (Л. А. Смирнов, 1953). К третьей категории относятся факты превращения у одного и того же вида одной экологической формы в другую, которые выдаются за превращение одного вида в другой, как, например, превращение у саранчовых одиночной фазы в стадную (Яцына, 1951). Четвертую категорию фактов составляют случаи экспериментального превращения твердой пшеницы в мягкую, мягкой пшеницы в рожь, овса в овсюг, чечевицы в вику, культурной земляники в лесную и другие примеры, усомниться в достоверности которых (или, во всяком случае, некоторых из них) не решается никто из противников теории внезапного возникновения новых видов, хотя эти оппоненты совершенно справедливо указывают, что во всех известных случаях происходит не превращение старого вида в новый, еще не известный науке, а превращение одного старого вида в другой уже известный вид. Иными словами, во всех известных случаях такого превращения не может быть речи о происхождении видов. Сторонники нового направления в учении о виде тщательно обходят такое возражение своих оппонентов, предпочитая вести дискуссию по поводу толкования цитат из произведений классиков марксизма-ленинизма или классиков естествознания.

Решение вопроса о видообразовании, о способах возникновения новых видов может быть получено лишь в результате спокойного делового

[1] Печатается в дискуссионном порядке.

обмена мнениями, лишь в результате добросовестного анализа фактов, приводимых как сторонниками, так и противниками того или иного взгляда. Дискуссия о видообразовании, к счастью, уже начинает переходить от злопыхательских перепалок к спокойному деловому обсуждению.

В настоящей статье, пользуясь уже известными фактами, опубликованными в печати, а также используя и собственный фактический материал, я излагаю свою точку зрения на видообразование и даю фактам превращения твердой пшеницы в мягкую, овса в овсюг и т. д. иное объяснение, чем это делает Т. Д. Лысенко.

I. УСЛОВИЯ ВОЗНИКНОВЕНИЯ НОВЫХ ВИДОВ

Вряд ли кто-либо теперь будет отрицать, что новые виды возникают в результате изменения условий жизни или взаимоотношений с окружающей средой, что, в сущности, одно и то же. Этого не отрицают теперь даже некоторые сторонники формально-генетической концепции возникновения видовых отличий (например, E. Mayr, 1944).

Поскольку процесс видообразования происходит и будет продолжаться, пока существует жизнь, должны быть в природе все стадии этого процесса; из этого отправного момента исходил в своих логических построениях Ч. Дарвин.

Оставив пока в стороне факты, якобы доказывающие внезапное превращение одного вида в другой, рассмотрим различные формы и типы реакций организмов на изменяющиеся условия существования. Прежде всего следует отметить, что любая изменчивость наследственна, так как она представляет реакцию организма, обладающего определенной наследственностью, на те или иные условия существования; любая изменчивость определенна, т. е. на определенные условия организм будет реагировать строго определенно, а пестрота реакций организмов одной и той же популяции (неопределенная изменчивость, по Ч. Дарвину) есть результат реакции индивидуумов с несколько отличной для каждого из них наследственностью на отличные для каждого индивидуума условия существования. Для этой изменчивости оставим прежнее ее название *индивидуальной*.

Ей противостоит другая форма изменчивости — *групповая*. Групповая изменчивость (определенная изменчивость, по Ч. Дарвину) представляет общую и сходную реакцию группы особей данного вида на изменяющиеся для этой группы условия существования. В таких группах особей, изменившихся в одном направлении, естественно, существует и индивидуальная изменчивость. Групповую изменчивость можно разбить на шесть типов: 1) морфы[2] одного поколения, 2) морфы цикла поколений, 3) сезонные морфы, 4) фазы, 5) экологические морфы, 6) географические морфы.

1. *Морфы одного поколения* — изменчивость в двух или нескольких направлениях особей в популяции одного и того же поколения, обусловленная различными условиями жизни организма на тех или иных этапах онтогенеза. Известно, что полиморфизм у пчел определяется характером пищи, потребляемой личинками. У термитов образование каст также, видимо, обусловлено различным характером пищи. Для одиночно живущих гусениц ильмового ногохвоста мною (Шаров, 1953) были установлены две морфы этого же типа: окрашенная под цвет листвы — листовая форма и окрашенная под цвет коры — ко́ровая форма. Эти формы — в зависимости от условий обитания — в последующих поколениях могут сменять одна другую.

---

[2] Термин «морфа» был введен А. П. Семеновым-Тян-Шанским (1906, 1910) для обозначения групповых реакций организмов на изменяющиеся условия существования.

2. Морфы цикла поколений, известные для тлей, закономерно сменяются в цикле поколений в связи с цикличной сменой кормовых растений. Различия морф в таком цикле бывают не только физиологического, но часто и морфологического порядка.

3. Сезонные морфы — различные формы, обычно двух последующих поколений, одного и того же вида, возникающие под влиянием сезонных и климатических условий. Наиболее яркий пример сезонных морф в наших широтах дает пестрокрыльница Araschnia levana L., представленная весенней и летней морфами. Эти морфы, если бы они не сменялись одна другой, можно было бы не только принять за разные виды, но и отнести к разным родам.

4. Фазовая изменчивость насекомых, установленная для саранчовых и чешуекрылых, вызывается изменением уровня обмена веществ в зависимости от одиночного или группового существования особей данного вида. Для одиночных форм, часто довольно резко отличающихся морфологически от стадных, массовых, характерен по сравнению с последними более низкий уровень обмена веществ. Повышение уровня обмена веществ при переходе к групповому образу жизни происходит благодаря воздействию особей друг на друга или через органы зрения, как это отмечено для саранчовых (P. E. Ellis, 1953), или, как это происходит у гусениц, которые не обладают предметным зрением,— через осязательные рецепторы (Шаров, 1953). Интересно отметить, что для одного и того же вида сходное изменение можно получить, воздействуя на него различными факторами. Повысить уровень обмена веществ у гусениц и получить тот же самый результат (форму, характерную для группового образа жизни) возможно и другим путем — помещая насекомых в необычные для них условия. Фор (J. C. Faure, 1943) сообщает, что он получил массовую форму совки Laphygma exigua Hübn. при одиночном содержании гусениц в темноте. Повторив в 1953 г. этот опыт на гусеницах ильмового ногохвоста, я также получил при одиночном содержании в темноте форму гусениц, характерную для группового образа жизни.

Превращение одной фазы в другую можно осуществить в эксперименте в одном и том же цикле развития даже тогда, когда проявились признаки той или иной фазы. Так, одиночную форму гусениц ильмового ногохвоста удается превратить в форму, характерную для группового существования, даже на IV возрасте, если содержать гусениц скученно (Шаров, 1953). Такое же превращение отмечено и для саранчовых: по данным В. И. Плотникова (1924), нимфы II и III возраста одиночной формы азиатской саранчи при скучивании их и дальнейшем совместном содержании превращаются в типичных стадных саранчуков. Если стоять на точке зрения Л. Т. Яцыны (1951), считающего одиночную и стадную фазы азиатской саранчи двумя видами, превращающимися один в другой, то получается, что в индивидуальном развитии одного и того же организма происходит превращение одного вида в другой. Абсурдность такого взгляда очевидна. Тем не менее этот антинаучный взгляд был подхвачен Ю. Долгушиным (1952), который в популярной брошюре, предназначенной для широкого распространения, присоединяется к мнению Л. Т. Яцыны, считая, что превращение одного такого «вида» саранчи в другой следует считать еще одним фактом, подтверждающим теорию видообразования Т. Д. Лысенко. По существу, это лишь произвольное толкование фактов, что отмечалось уже и специалистами-акридологами (Бей-Биенко и Мищенко, 1951, стр. 642).

5. Экологические морфы. Эта форма изменчивости является реакцией особей вида на новые условия жизни в пределах одной и той же местности (при переходе в новый биоценоз, при переходе к питанию новой для данного вида пищей и т. д.). Экологической морфой является, например, болотная морфа сосны. Для насекомых примеры таких морф приводит А. И. Куренцов (1951).

6. Географические морфы — изменения особей одного и того же вида в различных географических условиях. Географические морфы — по существу, те же экологические морфы, но возникающие под влиянием не местных условий, а условий географического масштаба. Многочисленные примеры образования географических морф дает нам опыт акклиматизации. Неоднократно отмечалось, что в новых условиях акклиматизированные растения и животные иногда резко отличаются от исходных особей. В 1940 г. я привез из Приморского края растущую там на каменистых склонах гор лилию поникшую (Lilium cernum) и высадил ее в саду под Москвой; у нас эта лилия достигла в высоту более 60 см, тогда как на родине она не вырастает выше 25—30 см; в окраске ее цветов появился более густой фиолетовый оттенок.

Своеобразным примером географических морф являются морфы у некоторых лососевых. Например, часть молоди кумжи, оставшаяся в горных речках и озерах, превращается в форель, образуя так называемую «жилую форму», в то время как молодь, скатившаяся в море, превращается в крупного проходного лосося-кумжу (Берг, 1949; Барач, 1952). Опыты по пересадке половозрелых форелей в море показали, что превращение форели в проходную форму может происходить даже в половозрелом состоянии.

Рассмотренными выше шестью типами групповая изменчивость, вероятно, еще не исчерпана. Кроме того, и границы типов групповой изменчивости довольно условны. Например, фазовая изменчивость может выражаться не чередованием фаз в поколениях, а наличием в одном и том же поколении, в одной и той же популяции как одиночной формы, так и формы группового существования, появление которой связано с небольшими локальными скоплениями насекомых (Шаров, 1953). В этом случае фазовая изменчивость будет относиться также и к типу морф одной популяции.

Индивидуальные реакции организмов, которые А. П. Семенов-Тян-Шанский (1910) называл «аберрациями», по существу, отличаются от групповых реакций (морф) только своей индивидуальностью. Их можно также считать морфами, хотя и индивидуального порядка (индивидуальные морфы).

Итак, морфы — это формы существования вида, обратимые реакции особей вида на меняющиеся условия существования.

Могут ли эти формы существования вида дать начало новым видам? Прежде чем ответить на этот вопрос, необходимо дать точное определение понятия «вид».

Вид — это сложившаяся в процессе эволюции группа особей, необратимо обособленная по морфологическим, экологическим и физиологическим (или реже — только экологическим и физиологическим) признакам от других подобных групп и изолированная от скрещивания с ними пространственно, сезонно или физиологически.

Это определение близко к определению вида, данному А. П. Семеновым-Тян-Шанским (1910). В нем нашли также отражение установленные впервые Н. А. Холодковским (1910) случаи видовых отличий лишь по экологическим и физиологическим признакам.

Один из важных признаков вида — морфологические, экологические и физиологические отличия — свойствен и морфам. По существу виды отличаются от морф лишь необратимостью, консерватизмом своих видовых признаков, по которым они и отличаются от других видов. Могут ли обратимые реакции стать необратимыми? Прежде всего следует отметить, что такая необратимость не может возникнуть, если морфа не изолирована и свободно скрещивается с другими морфами того же вида. Кроме того, такая необратимость не может возникнуть, если не будут сохраняться условия, вызвавшие появление данной морфы. Наконец, такая необра-

тимость не может возникнуть, если морфа бесплодна (например, рабочие морфы термитов, муравьев, пчел). Таким образом, необходимыми условиями для возникновения новых видов из морф, если такое превращение осуществляется, должны быть следующие: изоляция морфы от скрещивания с другими морфами и сохранение условий, вызвавших появление этой морфы.

Изоляция, естественно, может быть не только пространственной, но и физиологической (предпочтительное скрещивание особей морфы между собой, а не с особями другой морфы), по времени активности половозрелых особей и т. д.

Теперь мы вплотную подошли к вопросу о том, возможно ли возникновение из обратимого состояния одного вида необратимого состояния, т. е. другого, нового вида. Такое превращение возможно, оно происходит в природе, и в доказательство этого можно привести достоверные факты.

II. ОБРАЗОВАНИЕ НОВЫХ ВИДОВ ИЗ МОРФ

Одним из доказательств в пользу такого превращения может быть получение в эксперименте морф одного вида, внешне не отличимых от особей другого вида. В известных опытах Фишера и Штандфусса по влиянию различной температуры на куколок разных видов бабочек были получены, наряду с не встречающимися в природе формами, такие морфы, которые оказались сходными с природными разновидностями и даже видами. Так, под действием повышенной температуры (34—38°) на куколку крапивницы Vanessa urticae L. возникла морфа, не отличающаяся внешне от распространенного на юге вида Vanessa ichnusa Bon. В связи с этим возникла дискуссия, является ли V. ichnusa самостоятельным видом. Однако Фишер (E. Fischer, 1916) вполне убедительно доказал ее видовую самостоятельность как сравнением морфологии и биологии V. urticae и V. ichnusa, так и экспериментально: в отличие от температурных морф, V. ichnusa не удалось превратить в V. urticae; при воздействии различной температуры на куколок V. ichnusa получились иные температурные морфы, чем при воздействии тех же температур на куколок V. urticae.

Этот пример демонстрирует два крайних этапа видообразования — морфу и уже обособленный вид, по всей вероятности, возникший из такой морфы под влиянием продолжительного воздействия повышенных по сравнению с умеренной полосой температур. Естественно, что в природе должны встречаться все промежуточные этапы видообразования. И они имеются. Следующий за морфами этап видообразования представляют так называемые «длительные модификации», которые показывают не что иное, как эффект еще неполного закрепления возникших изменений, теряющихся через несколько поколений, если прекращают свое действие условия, вызвавшие эти изменения. Такое закрепление происходит при существовании морфы в течение нескольких поколений в тех условиях, которые вызвали ее появление. Экспериментальное получение эффекта такого неполного закрепления новых признаков довольно подробно описано в литературе по наследованию приобретенных свойств (правильнее было бы — закреплению приобретенных свойств).

Какой же продолжительности, в течение какого числа поколений, должно быть воздействие тех или иных условий, чтобы оно привело к появлению нового вида? Вероятно, этот промежуток времени должен быть довольно значительным. Об этом свидетельствует наличие таких форм, для которых мы довольно точно можем датировать время образования соответствующих морф и которые теперь одни специалисты относят к настоящим видам, другие считают разновидностями или даже модификациями одного и того же вида. Эти формы представляют следую-

щую ступень в видообразовании. Наиболее ярким примером таких форм являются головная и платяная вши, описанные Линнеем как вариации Pediculus humanus L., которых Н. А. Холодковский (1905) и Е. Н. Павловский (1934, 1948) относят к самостоятельным видам, а В. В. Алпатов, О. К. Настюкова и Е. М. Хартулари (1945) считают модификациями одного и того же вида. Головная вошь отличается от платяной не только экологически (первая живет только в волосах головы, вторая — в белье), но и морфологически. Как отмечает Е. Н. Павловский (1948), помимо различий в размерах, имеются различия и в строении гениталий. Яйца головной вши меньшей величины, более узкие и имеют более высокую крышечку, чем яйца платяной вши. В. В. Алпатов и его соавторы отмечают еще один очень характерный признак, по которому различаются яйца этих форм: если платяную вошь, которая нормально откладывает яйца в складках белья, заставить откладывать яйца на волосы, она будет приклеивать их при помощи короткой приклейки, не выходящей за пределы заднего конца яйца, в то время как головная вошь, которая нормально откладывает яйца на волосы, приклеивает их длинной приклейкой, далеко выходящей за пределы заднего конца яйца. Характер приклейки и ширина яиц, на мой взгляд, имеют важное приспособительное значение: в волосяном покрове узкие яйца, приклеенные к волосу задним концом при помощи длинной приклейки, будут меньше счесываться, чем яйца, приклеенные как-либо иначе. Для платяной вши, откладывающей яйца на белье, такого приспособления не требуется, так как яйца вшей в белье не подвергаются счесыванию. Возможно, что в белье, где одна половина складки может перемещаться относительно другой в различных направлениях, более рациональным оказывается прикрепление яйца средней его частью. Однако и в этом случае еще сохраняется обволакивание клеющей массой заднего конца, указывающее на происхождение платяной вши от вши, жившей в волосяном покрове.

В. В. Алпатов и его соавторы повторили опыты Сикоры (H. Sikora, 1917) и Бэкота (A. Bacot, 1917) по содержанию головных вшей в условиях жизни платяной вши в течение ряда поколений. Контролем служили содержавшиеся в таких же условиях платяные вши. Результаты оказались следующими: «В течение первых трех поколений наблюдалась разница в поведении... Платяные (контроль.— *А. Ш.*) крупнее, дружнее проходят через линьки и дают меньшую смертность в личиночной стадии. Среди головных вшей наблюдаются экземпляры, отставшие в развитии. Головные культуры более подвижны, чем платяные. В последних трех поколениях эта разница понемногу сглаживается». Точный статистический анализ показал, что «уже первое поколение по признакам 1—5 (размеры яйца) дает яйца типа платяных. Лишь высота крышечки (признак 6) сохраняется такой же, как у головных. Приклейка (признак 7) у первого поколения имеет промежуточный характер между тем, что дают головные и платяные особи, собранные в естественных условиях обитания. К пятому-шестому поколению пребывания головных вшей на теле человека их яйца по всем признакам становятся не отличимыми от яиц платяных вшей». Этими опытами еще раз была доказана возможность перехода одной формы в другую.

Как уже отмечалось, морфологические особенности этих двух форм вшей показывают, что первичной является головная форма, а платяная произошла от нее, иначе невозможно было бы объяснить, почему яйца платяной вши имеют обволакиваемый клеющей массой задний конец яйца, как у головных вшей. Кроме того, и история человека свидетельствует о том, что человек стал пользоваться одеждой сравнительно недавно и, следовательно, только сравнительно недавно создались условия для возникновения платяной вши. У наших предков, тело которых было сплошь покрыто волосами, вероятно, существовала лишь одна форма, соответствующая современной головной. С редукцией волосяного

покрова и появлением одежды возникла платяная форма. На первом этапе, повидимому, происходил постоянный обмен с формой, которая продолжала жить в остатках волосяного покрова тела и в волосах головы, давая своего рода экологические формы. Так как при содержании головных вшей в условиях жизни платяных очень быстро изменяется в сторону платяных и характер прикрепления яиц, которое, как уже было показано, имеет важное приспособительное значение, невольно возникает вопрос — является ли первичной такая реакция? Иными словами, сразу ли возникло такое прикрепление, когда вошь волосяного покрова перешла к жизни в одежде?

Несомненно, что такой способ прикрепления возник не сразу. Формирование его шло под влиянием естественного отбора, который все более и более совершенствовал способ прикрепления в направлении целесообразности в новых условиях. Но этот процесс шел не в изолированной популяции, а при постоянном обмене с популяцией волосяного покрова. Несомненно, что и в тех морфах, о которых уже была речь, происходит такой же процесс: форель все более приспосабливается к жизни в горных речках и озерах, а ее морская форма — к жизни в море; весенняя морфа пестрокрыльницы — к весенним условиям, а летняя — к летним, и т. д., хотя эти формы в следующих поколениях легко превращаются одна в другую. Такой же процесс совершенствования при сохранении способности одной формы легко переходить в другую происходил и в эволюции головной и платяной вшей. И то, что одна форма вши довольно легко в новых условиях переходит в другую, свидетельствует не о первичной целесообразности реакций организма на новые условия, а о том, что способность морф, приспособленных к специфичным для них условиям, легко переходить одна в другую еще не утрачена окончательно и у изолированных теперь головной и платяной форм вшей.

Так как пользоваться одеждой впервые стал, повидимому, кроманьонский человек, образование платяной морфы могло произойти лишь в эпоху верхнего палеолита, но изоляция платяной и головной форм произошла значительно позже. В. В. Алпатов и его соавторы полагают, что и в настоящее время «головные вши, падая случайно на одежду и белье, могут там найти приют и через некоторое число поколений превратиться в типичных платяных вшей». Головная и платяная вши являются формами, стоящими на грани превращения в самостоятельные виды.

Почти обособленными видами, представляющими следующий этап видообразования, являются некоторые культурные растения, и прежде всего — некоторые виды пшениц. Как установлено археологами, люди перешли к оседлому образу жизни и занятию земледелием сравнительно недавно —не более чем 7—10 тыс. лет назад. Например, на территории современной Украины, по свидетельству Т. С. Пассек (1951), первые земледельцы жили около 5 тыс. лет назад. Естественно предположить, что культурные растения за этот промежуток времени были созданы человеком из диких видов. Известно, что и в настоящее время в горных районах Кавказа и Закавказья встречаются дикие виды пшениц (Жуковский, 1950). Вполне очевидно, что первые культурные пшеницы, полученные от диких видов, были, как и их дикие сородичи, озимыми, хотя, возможно, еще слабо морозостойкими. Поэтому, например, яровая твердая пшеница Triticum durum L. должна была возникнуть из озимой пшеницы, и если процесс обособления твердой пшеницы как самостоятельного вида еще не дошел до конца, она должна в условиях существования исходной формы, а именно — в условиях посева под зиму и последующей зимовки, превращаться в эту исходную форму. Такое превращение было получено в опытах В. К. Карапетяна (1948), причем оказалось, что твердая пшеница превращается в мягкую пшеницу, которая относится систематиками к другому виду — T. vulgare Host. Из этого опыта следовало бы сделать

вывод, что вид T. durum еще недостаточно обособился как самостоятельный и сохранил еще способность превращаться в исходный вид, однако Т. Д. Лысенко объясняет этот факт не как пример возврата в исходное, «первобытное» для данного вида состояние, а как случай повторного видоизменения, нового «порождения» яровой твердой пшеницей данного вида пшеницы — озимой мягкой. Таким образом, все решение проблемы видообразования было поставлено на голову.

Факты превращения овса в овсюг, чечевицы в вику, садовой земляники в лесную и др., если только они достоверны, также являются не примерами образования новых видов, а следствием еще не дошедшего до конца процесса видообразования, при котором образующиеся виды в условиях, сходных с условиями их предков, возвращаются к своему первобытному состоянию. Некоторые другие примеры «превращения» одного вида в другой, приводимые сторонниками теории Лысенко, вероятно, относятся к случаям возникновения обратимых изменений — морф.

Возможность возврата культурных растений в первобытное состояние допускал и Дарвин, совершенно правильно раскрывая механизм такого процесса: «Так как действительно наши разновидности иногда в некоторых своих признаках обнаруживают возвращение к формам своих предков, мне не представляется невероятным, что если бы нам удалось натурализовать или культивировать в течение многих поколений различные породы, например, капусты, в очень бедной почве (причем, конечно, часть результата пришлось бы приписать определенному действию бедной почвы), то они в значительной мере, а может быть, и вполне вернулись бы к своим первобытным естественным формам» (Дарвин, 1952, стр. 95).

Последнюю ступень в процессе видообразования представляют вполне обособившиеся виды, потерявшие способность превращаться в исходное состояние. Примером такого вида может служить Vanessa ichnusa, которая в условиях существования родоначального вида уже не превращается в исходное состояние, а под воздействием различных условий, в частности температурных, дает иные реакции (морфы), чем исходный вид.

Необратимость, следовательно, является показателем того, что данный вид вполне обособился как самостоятельный. Если считать, что практически уже обособившиеся как виды твердая и мягкая пшеницы имеют возраст около 7—10 тыс. лет, а еще не вполне обособившиеся как виды головная и платяная формы вшей — около 40—50 тыс. лет, то, следовательно, скорость процесса видообразования, измеряемая временем превращения морфы в самостоятельный вид, для многоклеточных организмов исчисляется тысячами лет. Весьма вероятно, что эта скорость различна для различно организованных форм живой материи; у бактерий, например, она будет иной, чем у высших растений, членистоногих или позвоночных. Естественно также, что образование новых видов будет идти более быстрым темпом при полной изоляции морф и промежуточных форм между морфами и видами и будет более замедленным или даже не будет происходить при частичной изоляции. У растений фактором, ускоряющим процесс образования новых видов, может явиться переход к самоопылению. Тем не менее образование новых видов — довольно продолжительный процесс, который не может осуществляться быстро, за короткий промежуток времени, как это считают вслед за Т. Д. Лысенко некоторые участники дискуссии — В. Б. Дубинин (1953), Г. В. Никольский (1953), С. Г. Крыжановский (1953), В. И. Владимиров (1954).

Итак, новые виды возникают внутри старых видов в виде морф, которые, постепенно обособляясь и закрепляясь, через промежуточные формы превращаются в новые виды, качественно отличные по своей наследственности от старых, исходных видов. Все промежуточные формы превращения одного вида в другой, являющиеся еще формами существования исходного вида, представляют то, что в литературе известно под именем «длительных модификаций», разновидностей, сомнительных видов.

Дарвин правильно рассматривал разновидности как зачинающиеся виды, с чем, кроме Т. Д. Лысенко, в настоящее время не согласны и некоторые другие участники дискуссии (Никольский, 1953; Дубинин, 1953).

Закрепление особенностей, приобретенных в новых условиях существования, сопровождается изменением наследственности; в ней отражается новый этап существования. Скрещивание особей нового вида с особями исходного будет или бесплодным, или будет давать гибридное потомство. Новая наследственность будет иметь новые качества, поэтому в сходных условиях этот вид будет иначе изменяться, чем вид, из которого он возник, давая иные морфы. Однако вследствие общности наследственности исходного и нового вида многие изменения в новых условиях у таких родственных видов будут сходными, параллельными, или, как их называл Дарвин, аналогичными. Н. И. Вавилов (1920) назвал это явление гомологическими рядами изменчивости.

Я не затрагиваю вопроса о механизме перестройки наследственности при видообразовании, так как этот вопрос еще требует своего разрешения усилиями биохимиков и цитологов. Но я не могу согласиться с концепцией механизма перестройки наследственности, предложенной И. И. Шмальгаузеном (1939) в его теории стабилизирующего отбора, согласно которой возникшая в новых условиях и приспособленная к ним благодаря естественному отбору морфа (модификация), являющаяся, по его взглядам, проявлением в новых условиях старого генотипа, служит лишь защитой для комбинирования малых индифферентных и вредных мутаций; эта комбинация, по мнению И. И. Шмальгаузена, происходит до тех пор, пока не возникнет такой генотип, который соответствует морфе старого генотипа. В действительности сама морфа стабилизируется, как об этом свидетельствуют приведенные выше примеры; перенесение ее в исходные условия никогда не выявляет каких-либо промежуточных этапов того процесса, о котором пишет И. И. Шмальгаузен. Я полагаю (пока это только гипотеза), что перестройка наследственности в процессе видообразования представляет собой изменение комплекса белковых тел организмов — обратимое при образовании морф и переходящее в необратимое состояние при образовании новых видов. Следовательно, и образование морф есть изменение наследственности, хотя и обратимое. Только с этих позиций можно объяснить постепенное превращение морф в новые виды. У разных видов пластичность наследственности, т. е. степень резкости ее реакций, неодинакова, что находит свое отражение в различной степени отличий между морфами. Например, «жилая» морфа — форель отличается от проходной — кумжи больше, чем у тех же лососевых отличается жилая морфа нерки от проходной формы (Берг, 1949). Отличия морф одного и того же вида часто могут быть не морфологическими, а лишь физиологическими. Следствием такого разнообразия в степени отличий морф в разных видах является то, что возникающие из таких морф новые виды в одних случаях будут резко различающимися, в других эти отличия будут едва уловимы, и такие виды будут несходны часто лишь по физиологическим и экологическим признакам (биологические виды Н. А. Холодковского, 1910). Вследствие этого же явления некоторые разновидности различаются значительно больше, чем некоторые виды, на что указывал еще Дарвин.

Прерывистость, гиатусы между видами обусловлены не скачком при возникновении вида, с определенной морфо-биологической спецификой, из другого вида, с иной морфо-биологической спецификой, как считают, вслед за Т. Д. Лысенко, Г. В. Никольский (1953), С. Г. Крыжановский (1953) и некоторые другие участники дискуссии, а различиями морф, обособившихся и продолжавших изменяться при их изоляции. Прерывистость часто очень хорошо выражена уже между разновидностями одного и того же вида, особенно когда они изолированы от скрещивания друг с другом. Скачки, качественные изменения в процессе видообразования,

как это правильно отметил В. Б. Дубинин (1953), происходят при закреплении новой наследственности, когда возникший вид уже не может вернуться в исходное состояние. Например, в образовании платяной вши как нового вида такой скачок еще не произошел, хотя морфологически эта форма вши резко обособилась от исходной — головной, а в образовании V. ichnusa как нового вида этот скачок уже совершился.

Имеется, хотя, видимо, осуществляется и очень редко, еще один способ образования новых видов — путем гибридизации. Об этом способе И. В. Мичурин писал: «Что же касается появления новых видов растений, то хотя и довольно редко, они получаются при межродовой, а иногда и при межвидовой гибридизации» (Соч., т. 1, стр. 629). П. Г. Борисов (1928) полагает, что особую форму осетровых, которая живет в р. Лене, возможно, надо считать самостоятельным видом, возникшим путем гибридизации между осетром и стерлядью.

Рассмотрим теперь, каково может быть значение различных типов морф в эволюции.

А. Индивидуальные морфы (аберрации)

Чтобы индивидуальные морфы дали начало новым видам, они должны прежде всего стать морфами не индивидуумов, а групп особей и, кроме того, изолироваться от скрещивания с другими подобными морфами своего вида, так как в противном случае будут отсутствовать условия, закрепляющие эту морфу. Хотя Дарвин считал исходным материалом в эволюции не индивидуальные морфы (ненаследственную изменчивость), а закрепленные (наследственные, по его терминологии) изменения, не объясняя, как последние возникают, он считал также, что такие индивидуальные уклонения должны стать групповыми и обособиться благодаря естественному отбору в борьбе за существование. К такому выводу Дарвин пришел на основании изучения материалов по выведению пород домашних животных и культурных растений путем отбора полезных человеку уклонений и выбраковки неуклонившихся особей. Однако в природе такой жестокий отбор, какой проводит человек при селекционной работе — до сохранения единичных экземпляров,— явление исключительно редкое. Обычно отбором уничтожается лишь некоторая, хотя и значительная, часть особей вида, менее приспособленных к условиям его существования, и вид существует не в виде единичных особей, а в виде популяции.

Наконец, следует отметить, что под воздействием изменяющихся условий существования в подавляющем большинстве случаев возникают обратимые изменения — морфы. Необратимые индивидуальные изменения могут возникнуть сразу, скачком, лишь как очень редкое исключение; тем менее вероятна повторность таких изменений. В этом нас убеждает опыт: только под влиянием сильно действующих агентов (рентген, космические лучи, колхицин и др.) удавалось получить такие необратимые изменения. Следовательно, исходный материал, на который опирался Дарвин,— снова и снова возникающие необратимые изменения — в природе фактически отсутствует.

Под влиянием изменяющихся условий многократно возникают (если речь идет об индивидуальных изменениях) лишь обратимые изменения. Возникновение новых видов вследствие таких изменений возможно, но лишь в тех случаях, когда происходит интенсивное уничтожение неизменившихся или мало изменившихся особей. При этом процессе будет происходить отбор единичных морф, способных жить в измененных условиях; таким путем единичные морфы станут морфами группы индивидуумов и при длительном воздействии новых условий через промежуточные формы превратятся в новые виды. Этот процесс может происходить при переходе, например, насекомых к питанию на несвойственных для

них видах растений. По сообщению Е. С. Смирнова и З. Ф. Чувахиной (1953), перенос оранжерейной тли на левкой и горчицу привел к значительной смертности популяции, на редьке культура была угнетена еще сильнее, а выкармливание на капусте и репе привело к быстрому и полному ее вымиранию задолго до зрелости. На горчице, на которой были поставлены опыты по дальнейшему содержанию тлей, начиная с восьмого поколения констатировано «привыкание» тлей к новому кормовому растению, выразившееся в увеличении плодовитости.

Такой же отбор индивидуальных морф происходит и при воздействии на популяции различными ядами, применяющимися в практике борьбы человека с возбудителями некоторых заболеваний, с насекомыми — переносчиками заболеваний или с насекомыми, повреждающими растения и т. д. Формальные генетики объясняют появление такой устойчивости отбором уже существующих в популяции устойчивых форм (мутаций). В. П. Дербенева-Ухова и В. А. Линева (1951) убедительно показали, что устойчивость комнатной мухи к ДДТ является приобретенным свойством, реакцией на неблагоприятные воздействия, что она может закрепляться при действии ДДТ на последующие поколения и постепенно исчезает, когда такое воздействие прекращается.

Итак, индивидуальные морфы могут дать начало новым видам лишь при уничтожении особей, не изменившихся или недостаточно изменившихся в направлении приспособления к новым условиям, при резком летальном для подавляющего большинства особей изменении условий существования. В этом случае процесс образования новых видов будет действительно иметь много общего с процессом сорто- и породовыведения в деятельности человека. Но гораздо чаще в новых условиях происходит не вымирание подавляющего большинства особей популяции исходного вида, а их приспособление. В этом случае возникают уже не индивидуальные, а групповые морфы.

Б. Групповые морфы

1. Морфы одного поколения. Ясно, что в полиморфных семьях пчел и термитов не могут возникнуть отдельные «рабочие» виды, виды «солдат» и т. д., так как они не могут существовать вне полиморфных семей. Едва ли могут возникнуть новые виды вследствие обособления одиночных форм гусениц у ильмового ногохвоста, так как имагинальные особи, развивающиеся из этих гусениц, летают совместно и свободно скрещиваются. Может, правда, меняться соотношение этих форм, даже одна из них может исчезнуть, но это будет еще не образованием нового вида, а лишь превращением полиморфного вида в мономорфный.

В том случае, когда происходит разделение популяции одного поколения и образование в различных условиях различных морф, как это известно, например, для лососевых, возможность образования новых видов при изоляции морф вполне реальна.

Как полагает Г. П. Барач (1952), морская форма лососевых образовалась вследствие постоянного сплывания молоди форели в море. Если в дальнейшем проходная форма приобретает способность метать икру не в верховьях реки, а в устье и затем в морской воде (такая ситуация вполне реальна), причем выходящие из икры мальки приспособятся жить в морской воде (это также вполне реально),— возникнет жилая морская форма лосося. Она будет жилой морфой, пока будет существовать обмен с жилой пресноводной морфой — форелью. Как только такой обмен прекратится (что также вполне реально), создадутся условия для возникновения нового вида — морского лосося.

Следовательно, морфы одного поколения в подавляющем своем большинстве никогда не могут превратиться в новые виды, но в некоторых случаях такое превращение вполне возможно.

2. Морфы цикла поколений. Образование новых видов из таких морф вполне возможно, если самка-основательница и ее поколение приспосабливаются к жизни на вторичном хозяине. Так, например, ильмово-злаковая тля может приобрести способность проделывать весь цикл на злаках и превратиться таким путем в новый вид.

3. Сезонные морфы. Вполне вероятно обособление и превращение в самостоятельные виды и сезонных морф. А. И. Куренцов (1951), изучая сезонные морфы уссурийской бабочки — хвостоносца Маака (Papilio maackii Mén.), установил, что одна из ее форм — minima Kard., довольно редкая в основной части ареала этого вида, в таежной зоне оказывается обычной и единственной формой. Из этого факта автор делает вывод, что «в известных, чаще пессимальных условиях ареала, одни из фенологических форм ...могут экологически и географически локализоваться и выступать в роли самостоятельных подвидов». Вполне вероятно, что в дальнейшем они могут обособиться и как самостоятельные виды.

4. Фазы. При известных условиях фазы также могут стать самостоятельными видами. Например, чешуекрылые, имеющие одиночную и массовую фазы, в период депрессии численности могут сохранить групповой образ жизни, перейдя к такому «гнездовому» существованию, какой ведут гусеницы яблоневой, бересклетовой моли и других вредителей. Если это будет сопровождаться изоляцией от скрещивания с одиночными формами, создадутся условия для образования из фазы нового вида.

5. Экологические морфы. Возможность видообразования вследствие экологической изоляции допускается почти всеми исследователями, хотя относительно его удельного веса в сравнении с видообразованием вследствие географической изоляции существуют различные взгляды: например, Майр (1944) и Н. А. Гладков (1953) полагают, что удельный вес его невелик, в то время как И. В. Кожанчиков (1946) и А. И. Куренцов (1951) ставят его наравне с последним. Такая разница во взглядах в основном, видимо, определяется тем кругом объектов, с которыми приходится иметь дело исследователю: вероятно, в различных группах растительного и животного мира удельный вес видообразования вследствие экологической изоляции различен.

Изолирующими факторами при образовании новых видов из экологических морф могут быть: приуроченность морф к строго специфичным условиям существования, к определенному биотопу (Мордвилко, 1909, 1933, 1935; Арнольди, 1941; Дубинин, 1950; Шапошников, 1951; Куренцов, 1951); в случаях полифагии — приуроченность к определенному кормовому растению (A. D. Simms, 1931; Кожанчиков, 1941, 1946; Куренцов, 1951; Кузнецов, 1952); избирательное спаривание (Кожанчиков, 1941, 1946; Арнольди, 1946); разрыв во времени половой активности (Куренцов, 1951; Мончадский, 1953).

6. Географические морфы. При образовании новых видов из географических морф имеют значение иные изолирующие факторы, чем при видообразовании из экологических морф, а именно — удаленность отдельных участков ареала (пространственная изоляция) и различного рода географические преграды. Пространственная изоляция обычно бывает неполной, вследствие чего видообразование в соседних морфах доходит лишь до разновидностей, и только разновидности противоположных участков ареала могут выступать по отношению друг к другу как настоящие виды. Последнее обстоятельство, однако, выявляется лишь в том случае, когда эти участки соединяются, что бывает при кольцевом распределении разновидностей. Подобные случаи разобраны Майром (1944).

Заканчивая обзор групповых морф с точки зрения возможности их превращения в новые виды, необходимо отметить, что экологические, а особенно географические, морфы имеют свою специфику (отсутствие постоянного и даже цикличного превращения одной морфы в другую)

в отличие от других групповых морф; возникнув, они быстро переходят в состояние разновидностей, а в дальнейшем могут превратиться и в новые виды. Морфы одного поколения, цикла поколений, сезонные морфы и фазы существуют длительное время в состоянии морф и в некоторых случаях не могут превратиться в новые виды.

Существенная роль при видообразовании через групповые морфы принадлежит отбору. Если группа особей в новых условиях не погибает, а приспосабливается и образует новую морфу, происходит в дальнейшем ее совершенствование благодаря постоянно действующему естественному отбору. Отбор продолжает действовать и на протяжении процесса формирования нового вида, и после его обособления как самостоятельного. Только этим непрекращающимся отбором можно объяснить удивительно тонкую приспособленность организмов к условиям их существования, включая и случаи мимикрии. Такое же совершенствование происходит и у видов с длительно существующими морфами, что ведет к созданию все более совершенных реакций вида на те или иные условия существования его особей. Только отбором можно объяснить удивительную приспособленность различных каст (морф) муравьев и термитов к выполнению специфичных для них функций, только отбором можно объяснить, например, мимикрию у одиночно существующих морф гусениц ильмового ноготвоста.

III. ЭВОЛЮЦИЯ И СИСТЕМАТИКА

Критерием для выделения подвидовых, видовых, родовых и т. д. группировок, согласно Дарвину, служит степень отличий как между группами, так и между ними и их родоначальной формой.

Известно много примеров, когда «хорошие» виды едва отличимы друг от друга, а разновидности подчас различаются между собой очень резко. Такие примеры опровергают положение Дарвина о сущности подвидовых и видовых отличий, но они легко объяснимы с позиции изложенного выше взгляда на видообразование как на закрепление обратимых реакций (морф), степень резкости отличий которых может быть весьма различной. Следовательно, разновидности отличаются от видов не степенью различий, как считал Дарвин, а степенью закрепленности своих признаков.

Что касается рода и следующих за ним высших систематических единиц, то для них уже применим (и применяется в систематике) критерий резкости отличий (или, точнее, высоты организации), являющихся следствием дальнейшей дивергентной эволюции видов. Для категории рода возможен и другой способ образования: как уже указывалось, различия морф одного вида могут быть иногда весьма резкими, достигая родового порядка. Если произойдет закрепление таких морф, возникнут не только новые виды, но и новые роды. К. В. Арнольди (1933), например, показал, что описанный им новый род муравьев — Symbiomyrma K. Arn.— возник в результате перехода представителей рода Myrmica L. к паразитическому образу жизни, причем отличия, вызванные таким образом жизни, «пошли настолько далеко, что вышли уже из формальных границ рода Myrmica и могут рассматриваться систематиками как признаки родов».

По-иному следует трактовать и проблему вымирания организмов. Так как новый вид возникает только в новых условиях существования, то исходный вид может сохраниться, если сохраняются условия его существования. В. Б. Дубинин (1950, 1951) приводит такой пример для перьевых клещей: вид Freyana anatina Koch. обособился от вида F. largifolia W. Dub. после образования на маховых перьях уток особой стации обитания — зоны «коридорчиков». В настоящее время оба вида часто можно встретить даже на одной и той же птице. Сохранением специфи-

ческих условий следует объяснить существование, наряду с высоко развитыми организмами, примитивных форм в пределах типа, класса, отряда и т. д.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходным материалом для видообразования являются не необратимые индивидуальные изменения, как считал Ч. Дарвин, а обратимые индивидуальные и групповые изменения (морфы), возникающие под влиянием новых условий существования. Процесс видообразования заключается в постепенном закреплении этих изменений, переходе их в необратимое состояние при продолжающемся влиянии условий, вызвавших их появление[3]. Параллельно с закреплением изменений под действием отбора происходит постоянное совершенствование возникающих новых видов. Длительность процесса видообразования от морфы до нового вида для многоклеточных растений и животных исчисляется тысячами лет. Факты, приводимые как Т. Д. Лысенко, так и сторонниками его новой теории видообразования, якобы доказывающие внезапное порождение одного вида культурных растений другим (по крайней мере те, которые не вызывают сомнений), относятся или к случаям реверсий (возврату в исходное, первобытное состояние) у еще окончательно не обособившихся видов, или к случаям образования морф — обратимых изменений организмов.

Литература

Алпатов В. В., Настюкова О. К. и Хартулари Е. М., 1945. Яйца головной и платяной формы Pediculus humanus L. и их изменения в зависимости от условий воспитания, Зоол. журн., т. XXIV, вып. 1.

Арнольди К. В., 1933. Об одном новом роде муравьев в связи с происхождением родовых признаков муравьев-паразитов, Энтомол. обозр., т. 25, № 1—2.— 1941. К вопросу об экологической дивергенции видовых популяций: дивергенция у жуков Tentyria nomas Pall. (Coleoptera, Tenebrionidae), Тр. ЗИН АН СССР, т. VI, вып. 4.— 1946. Об избирательном спаривании при внутривидовой дифференциации, Тр. ЗИН АН СССР, т. VIII, вып. 1.

Барач Г. П., 1952. Значение ручьевой форели в воспроизводстве запасов черноморского лосося (кумжы), Зоол. журн., т. XXXI, вып. 6.

Бей-Биенко Г. Я. и Мищенко Л. А., 1951. Саранчовые фауны СССР, ч. II, Изд-во АН СССР.

Берг Л. С., 1949. Лососевые, в кн. «Промысловые рыбы СССР», Пищепромиздат.

Борисов П. Г., 1928. Рыбы реки Лены, Тр. Якутск. ком. АН СССР, IX (цит. по Н. И. Николюкину, 1952. Межвидовая гибридизация рыб).

Вавилов Н. И., 1920. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, Тр. III Всеросс. селекц. съезда.

Владимиров В. И., 1954. О виде и видообразовании у животных, Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 4.

Гладков Н. А., 1953. О виде в зоологии, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 5.

Дарвин Ч., 1952. Происхождение видов.

Дербенева-Ухова В. П. и Линева В. А., 1951. Приобретение устойчивости к ДДТ у комнатной мухи Musca domestica L., Мед. паразитол., № 4.

Долгушин Ю., 1952. В недрах живой природы, Госкультпросветиздат.

Дубинин В. Б., 1950. Систематический анализ видов перьевых клещей, паразитирующих на утиных птицах, Паразитол. сб., XII.— 1951. О видовых критериях у паразитических животных, там же, XIII.— 1953. Понятие о виде в зоологии, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6.

Жуковский П. М., 1950. Культурные растения и их сородичи, Изд-во «Сов. наука».

Карапетян В. К., 1948. Изменение природы твердых пшениц в мягкие, Агробиология, № 4.

Кожанчиков И. В., 1941. Об условиях возникновения биологических форм у Gastroidea viridula Deg. (Coleoptera, Chrysomelidae), Тр. ЗИН АН СССР, т. VI, вып. 4.— 1946. Биологические формы ивового листоеда (Lochmaea capreae L.), там же, т. VIII, вып. 1.

Крыжановский С. Г., 1953. О видообразовании, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 6.

---

[3] Когда настоящая статья была уже подготовлена к печати, я ознакомился со статьями И. И. Пузанова (1954, 1954а), в которых он высказывает подобную же точку зрения на сущность процесса видообразования.

Кузнецов В. И., 1952. Вопросы приспособления чешуекрылых к новым пищевым условиям, Тр. ЗИН АН СССР, т. XI.
Куренцов А. И., 1951. Об экологических формах у некоторых короедов и бабочек уссурийской фауны, Чтения памяти Н. А. Холодковского 6 апреля 1950 г., Изд-во АН СССР.
Лысенко Т. Д., 1952. Агробиология, Сельхозгиз.
Мордвилко А. К., 1909. Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, Biol. Ctrbl., XXIX, 6.— 1933. Видообразование у тлей, Энтомол. обозр., XXV, № 1—2.— 1935. Тли; циклы поколений и их эволюция, Природа, № 11.
Никольский Г. В., 1953. О некоторых вопросах проблемы вида, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 5.
Павловский Е. Н., 1934. Курс паразитологии человека.— 1948. Вши Anoplura, Определитель насекомых Европейской части СССР, под ред. С. П. Тарбинского и Н. Н. Плавильщикова.
Пассек Т. С., 1951. Первые земледельцы, в кн. «По следам древних культур».
Плотников В. И., 1924. Some observations on the variability of Locusta migratoria L. in breeding experiments, Bull. Ent. Res., XIV, 3.
Пузанов И. И., 1954. О некоторых изменениях морских организмов, попавших в соленые лиманы, Бюлл. МОИП, отд. биол., т. LIX (4).— 1954а. Сальтомутации и метаморфозы, там же.
Семенов-Тян-Шанский А. П., 1906. Обзор работы М. Рузского «Муравьи России», Русск. энтомол. обозр., VI.— 1910. Таксономические границы вида и его подразделений, Зап. Имп. Академии наук, VIII серия, т. XXV, № 1.
Смирнов Е. С. и Чувахина З. Ф., 1953. Наследование приобретаемых свойств и проблема возникновения вредителей, Вестн. МГУ, № 5.
Смирнов Л. А., 1953. К вопросу об интересном случае самопрививки ели на сосне в окрестностях Риги, Ботан. журн., т. XXXVIII, № 3.
Турбин Н. В., 1953. О некоторых спорных вопросах видообразования, Вестн. ЛГУ, № 7.
Холодковский Н. А., 1905. Zur Kenntnis der Mundwerkzeuge und Systematik der Pediculiden, Zool. Anz., 28.— 1910. О биологических видах, Изв. Имп. Академии наук, серия 6, т. IV.
Шапошников Г. Х., 1951. Эволюция некоторых групп тлей в связи с эволюцией розоцветных, Чтения памяти Н. А. Холодковского 6 апреля 1950 г., Изд-во АН СССР.
Шаров А. Г., 1953. Ильмовый ногохвост — вредитель лесопосадок степной полосы, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 4.
Шмальгаузен И. И., 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса, Изд-во АН СССР.
Яцына Л. Т., 1951. О превращении видов у саранчи, Селекция и семеноводство, № 4—6.
Bacot A., 1917. The louse problem, Proc. Roy. Soc. Med., 10.
Ellis P. E., 1953. Social aggregation and gregarious behaviour in hoppers of Locusta migratoria migratorioides (RdF)., Behaviour, 5.
Faure J. C., 1943. The phases of the lesser army worm Laphygma exigua Hübn., Farming in S. Afr., 18, No. 203 (цит. по Rev. Appl. Ent., A, 32, No. 8, 1944).
Fischer E., 1916. Zur Frage, ob Vanessa f. ichnusa Bon. eine eigene Art sei, Guben.
Mayr E., 1944. Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist (русск. пер.: Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога, Гос. изд-во иностр. лит-ры, 1947).
Sikora H. 1917. Zur Kleiderlaus — Kopflausfrage, Arch. f. Schiffs- u. Tropenhygiene, 21.
Simms A. D., 1931. Biological races and their evolutionary significance, Ann. Appl. Biol., 18.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

ПЛАНКТОСТОК СРЕДНЕГО ДНЕПРА В СВЯЗИ С ПРОГНОЗОМ БУДУЩЕГО КРЕМЕНЧУГСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА [1]

Я. В. РОЛЛ и Ю. М. МАРКОВСКИЙ

Институт гидробиологии АН УССР

Решения XIX съезда и сентябрьского Пленума ЦК КПСС мобилизуют все научные силы нашего Союза на работу по созданию условий, необходимых для максимального удовлетворения все возрастающих материальных потребностей советского народа.

Одним из таких условий является максимальное использование наших внутренних водоемов и, в частности, вновь создаваемых огромных водохранилищ, для целей рыбного хозяйства.

Сейчас в том каскаде водохранилищ, которые будут созданы на Днепре, особое внимание привлекает Кременчугское, так как в настоящее время заканчивается составление плана комплексного его использования.

Материалы, собранные еще до войны для прогноза биологического режима Кременчугского водохранилища, в частности по гидробиологии, состоят из ряда экспедиционных и стационарных исследований среднего Днепра. Не задаваясь целью изложить в кратком сообщении весь собранный нами материал, мы попытаемся представить лишь результаты части исследований, проведенных на среднем Днепре, а именно его планктонного стока на створе через р. Днепр у г. Переяслава, т. е. в районе выклинивания будущего Кременчугского водохранилища. Работы на этом створе велись по возможности ежемесячно с середины лета 1938 г. и в течение всего 1939 г. В 1940—1941 гг. эти работы были сокращены до забора проб по сезонам; работа была прервана войной.

При осуществлении стационарных работ на Переяславском створе р. Днепра в основу исследований нами был положен принцип комплексного изучения населения реки в связи с абиотическими и биотическими ее особенностями на данном створе; при этом была использована методика, в свое время так хорошо разработанная на Новинской комплексной гидрологической станции Е. С. Неизвестновой-Жадиной, В. И. Жадиным и их сотрудниками при изучении ими бентоса р. Оки (Неизвестнова-Жадина и Ляхов, 1941).

Существенно подчеркнуть, что изучение населения реки на гидрологических створах, помимо достаточно полного учета изменения особенностей условий существования во времени, дает также возможность совершенно по-новому подойти к выяснению вопроса о количестве организмов и направлении жизненных процессов в реке, так как позволяет произвести их оценку с учетом расхода, а затем и стока реки. Применение такой оценки к потамопланктону, насколько мы можем судить по литературным данным, на Днепре было впервые осуществлено нами в связи с вопросами его биологического районирования (Марковский, 1949; Ролл, 1947).

В отношении изучения планктонного населения реки принципы такого исследования были полностью осуществлены и при стационарном изучении сезонной динамики бактерио-, фито- и зоопланктона среднего Днепра у г. Переяслава. Последняя изучалась нами на закрепленном веерном створе через р. Днепр, инструментально увязанном с отметками постоянного водопоста на пароходной пристани Переяслав-Хмельницкий.

[1] Доложено на V совещании по проблемам гидробиологии внутренних вод СССР в Зоологическом институте АН СССР 8—13 марта 1954 г.

Гидрологическая часть работ на створе в 1938 и 1939 гг. осуществлялась сотрудниками Укргидэпа, а в 1940 и начале 1941 г.— научными сотрудниками Института гидрологии АН УССР. Бактериопланктон (Бершова, 1950, 1951) и бактерии дна изучались бригадой микробиологов Института микробиологии АН УССР. Работы по химическому и планктонному стоку, а также сносу донных организмов и динамике бентоса были осуществлены сотрудниками нашего института, который и руководил всей этой работой.

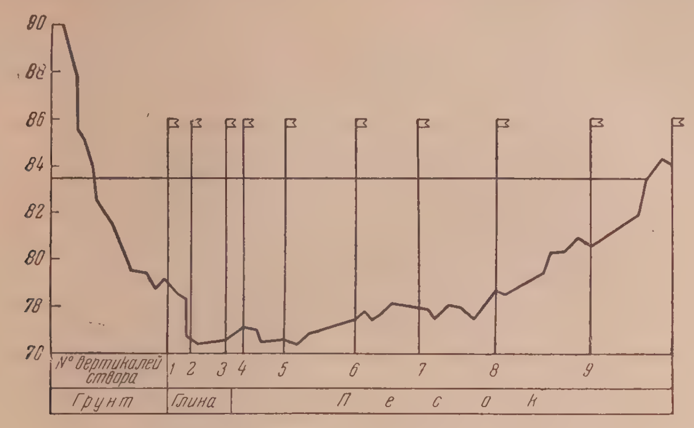


Рис. 1. Профиль створа на р. Днепре у Переяслава

При заборе проб строго соблюдалась преемственность работ путем тщательной установки на вертикали, а также комплексность забора проб путем их отбора большим 5-литровым батометром системы Жуковского, на котором были смонтированы вертушка для определения скорости течения и прибор для отбора микробиологических проб. Это позволяло нам отбирать пробы для определения химического состава воды, бактерио-, фито-, а частично и зоопланктона из одной струи воды — той самой, в которой определялись также взвешенные наносы и скорости течения. При этом просчет фитопланктона производился в отстое из 1 л воды, а коловраток в отстое из 3-литровой пробы. Так как 3-литровая отстойная проба, дававшая вполне удовлетворительные результаты в отношении коловраток (количество коловраток, полученное при этой методике, превышало их количество в сетных пробах), была мала для учета ракообразных, то количество последних определялось в пробе, собранной горизонтальной захлопывающейся сетью типа Бурхгардта из газа № 63/17, которая устанавливалась параллельно вертушке, что все же позволяло, хотя и приближенно, определить количество профильтрованной через сеть воды. Длинная надставка, постепенно суживающаяся к входному отверстию в сетку, обеспечивала значительное увеличение фильтрационной способности сетки и предотвращала создание сколько-нибудь существенных обратных токов воды [2].

Забор проб производился в пяти точках по вертикали (0,0; 0,2; 0,6; 0,8 величины вертикали и у дна), в шести постоянных, а во время паводка и на двух добавочных вертикалях. Однако обработка всего этого материала частично оказалась излишней и непосильной. Так, обработка первых серий показала возможность усреднения материала и сокращения количества вертикалей для определения фитопланктона, просчет которого является наиболее трудоемким. В части зоопланктона нами были усреднены пробы, собранные на поверхности, на глубине 0,2, 0,8 величины вертикали, а также у дна.

Створ у Переяслава был разбит на прямолинейном участке реки, в суженной части поймы, лишенной постоянных староречий. Это облегчало проведение работ, так как только в период весеннего паводка приходилось устанавливать добавочные вертикали на левобережной отмели реки и в образующемся весеннем потоке.

Из профиля (рис. 1) видно, что река в месте створа имеет глубокую (до 14 м), прижатую к правому берегу медиаль, постепенно переходящую в мелководную рипаль левого берега и крутую правого.

Кратко характеризуя условия существования на створе за период наших наблюдений, следует отметить, что изменение площади живого сечения реки (F м^2) происходило в пределах от 1382 до 9216 м^2 и средней скорости течения ($V_{ср}$) от 0,2 до 1,0 м/сек. При этом жидкий расход реки (Q) изменялся в пределах от 272 (в сентябре) до 9240 м^3 (в мае). Колебание уровней происходило в 1938 г. в пределах от —14 (15 сентября) до +522 см (7—8 апреля); в 1930 г. от —122 (12—16 сентября) до +339 см (9 марта) и в 1940 г. от —14 (23—24 августа) до +703 см (29 апреля).

[2] В настоящее время для аналогичных исследований используется так называемый планктонометр, описанный С. М. Шиклеевым и Л. Ф. Жидковым (1954).

Подсчитанная на основании данных детальных измерений расходов и единичных проб средняя мутность воды реки колебалась в пределах от 4—5 г/м³ до 48 г/м³, с минимальными значениями зимой и максимальными в паводковый период. При этом следует отметить, что если в зимний период твердый сток реки составляли преимущественно коллоидные частицы и мелкий детрит (колебания 4—12 г/м³), то в весенний период, особенно во время таяния снегов в близлежащем правобережном участке водосбора, взвешенные наносы (до 12 кг/м³) состояли из пылеватых и глинистых частиц лёссовидных пород и мелких песчаных зерен. В среднем взвешенные наносы Днепра у Переяслава состояли на 80% из песчаных фракций более 0,01 мм диаметром и на 20% из глинистых и коллоидальных частиц. Подсчет стока взвешенных наносов показал, что в 1938 г. через створ у Переяслава река пронесла их в количестве 537 286 т, в 1939 г.— 638 331 т и в 1940 г.— 1 571 037 т.

Температурный режим реки на створе характеризовался отсутствием температурного градиента по вертикали, с несколько бóльшим прогревом воды (на 0,5—1,0°) в пределах левобережного мелководья. Максимум прогрева (23,0—25,9°) наблюдался в июле — начале августа. В годы наших работ на этом участке реки не наблюдалось значительных дефицитов кислорода в зимний период, которые вызывали бы явления замора в реке, хотя последние в некоторые годы захватывают и этот район реки.

Как показали исследования гидрохимиков, вода среднего Днепра в общем мало минерализована. Общее содержание в ней солей на створе у Переяслава колебалось от 200 до 350 мг/л, изменяясь в зависимости от расхода воды. Активная реакция была всегда щелочной (pH = 7,5—8,5). Окисляемость воды на створе изменялась в пределах от 6 до 10 мг O_2/л, при значительном содержании фосфатов (от 0,05 до 0,40 мг/л). Количество последних особенно увеличивалось зимой и уменьшалось летом и весной. Концентрация других биогенных элементов в воде реки на створе была значительно меньше. Так, содержание в воде железа колебалось в пределах от 0,3—0,4 мг/л, увеличиваясь в зимнее время и во время паводка; в теплый период года железо почти совсем исчезало. Особо следует подчеркнуть весьма малые количества азота в летний период, почти нацело исчезающего в это время из воды реки.

При кратком изложении нельзя нарисовать всей той сложной картины взаимосвязей и взаимообусловленностей, которая наблюдается между различными сочленами биологического стока реки, а также ее жидким, растворенным и твердым стоком. Поэтому мы в данном случае позволим себе остановиться только на наиболее характерных особенностях биологического, точнее говоря — планктонного, стока Днепра.

В состав последнего входят разнообразные бактерии, многочисленные виды низших водорослей, простейшие животные, коловратки и ракообразные.

Согласно данным О. И. Бершовой (1950, 1951), в состав бактериальной флоры Днепра на створе у Переяслава входит ряд видов гнилостных бактерий (28 видов), уролитические бактерии (в чистых культурах получена B. freudenreichii и Sarcina urei), бактерии-нитрификаторы, денитрифицирующие бактерии (в чистых культурах получены Pseudomonas fluorescens и P. denitrificans) и азотфиксирующие бактерии (Azotobacter chroococcum, редко A. agile, Clostridium Pasteurianum). Таким образом, при исследованиях на створе были найдены различные физиологические группы бактерий, из которых наиболее распространены были аммонификаторы. В значительно меньшем количестве были обнаружены денитрификаторы, а также нитрифицирующие и азотфиксирующие бактерии, обитающие преимущественно в донных отложениях. Уролитические бактерии встречались почти исключительно в периоды загрязнения. Преобладающую микрофлору реки составляли неспороносные мелкие и подвижные палочки из родов Achromobacter и Pseudomonas. Кокковидные формы составляли 17% всей выделенной микрофлоры.

Как было установлено исследованиями 1927 и 1937 гг. (Ролл, 1929, 1947) и в период работ на Переяславском створе, в состав фитопланктона среднего Днепра входит 336 видов и разновидностей водорослей, принадлежащих к девяти систематическим группам (см. таблицу).

Наибольшее видовое обилие отмечено в группе диатомовых (162 вида, или 48,2%) и протококковых водорослей (89 видов — 26,5%). Менее разнообразно представлены группы синезеленых (38 видов, или 11,3%), эвгленовых (17 видов — 5,0%) и конъюгат (13 видов — 3,99%); остальные — единичными видами. В количественном отношении наибольшей

численности достигают в некоторые годы синезеленые водоросли, степень развития которых в теплое время года часто доходит до стадии «цветения». Особенно многочисленны бывают: Aphanizomenon flos-aquae, Anabaena Scheremetievi, A. planctonica, A. spiroides; из диатомовых: Melosira granulata с ее разновидностью — var. angustissima, M. italica с var. tenuissima, Asterionella formosa и разнообразные представители семейства протококковых (особенно обильны роды Scenedesmus, Pediastrum и др.).

К сожалению, нам остался неизвестным состав планктонных простейших животных. Что же касается остальных групп зоопланктеров, то они представлены 171 видом, в число которых входят 89 видов коловраток, 24 вида веслоногих и 58 видов ветвистоусых ракообразных (см. таблицу). Как по численности, так и по биомассе доминирующей группой являются коловратки (обычно более 90% по численности и не менее 60—70% по биомассе), среди которых особенно многочисленны Branchionus angularis; в меньшем количестве встречаются, но также постоянны Asplanchna priodonta, Synchaeta, Triarthra longiseta, Polyarthra platyptera и Keratella cochlearis. Из ракообразных наиболее существенное значение имеют в формировании животной части потамопланктона Днепра Cyclops oithonoides, C. dybowskyi и Eudiaptomus gracilis, а из ветвистоусых ракообразных — Bosmina longirostris и Alona rectangula, а также Rhynchotalona rostrata.

Видовое обилие отдельных групп планктеров на среднем Днепре

Название видов	Количество видов	
	абс.	%
Фитопланктон		
Conjugatae	13	3,9
Volvocineae	3	0,9
Eugleninae	17	5,0
Peridineae	4	1,2
Chrysophyta	5	1,5
Protococcineae	89	26,5
Heterocontae	5	1,5
Cyanophyta	38	11,3
Diatomeae	162	48,2
Всего	336	100
Зоопланктон		
Rotatoria	89	52,5
Copepoda	24	14,1
Cladocera	58	33,4
Всего	171	100

Не останавливаясь сколько-нибудь подробно на сезонной периодичности планктеров, обычной для наших широт и, как всегда, позволяющей разбить их на ряд групп с выделением небольшого количества круглогодичных форм, необходимо все же отметить, что видовое обилие планктеров резко изменяется по сезонам, чему сопутствует изменение численности отдельных видов и групп. Вследствие этого состав планктона Днепра имеет явные сезонные аспекты. Наиболее четко выражается летне-осенний аспект потамопланктона реки, обычно обусловленный обильным развитием синезеленых водорослей, количество которых в отдельные годы составляет 98,7% общего количества фитопланктеров. Из животных в это время наиболее обильны Brachionus angularis и Bosmina longirostris. Зимне-весенний аспект потамопланктона создают диатомовые водоросли (Melosira italica с var. tenuissima, Asterionella formosa и др.), количество которых, при общем качественном и количественном обеднении потамопланктона, достигает иногда 80% общего числа фитопланктеров. Из животных в это время появляются Diaptomus gracilis, Notholca longispina и N. striata, более обильны Keratella aculeata, а также Synchaeta.

Как показали наши ранее опубликованные исследования по райониро-

ванию р. Днепра на основании состава его потамопланктона (Марковский, 1949; Ролл, 1947), последний у г. Переяслава качественно уже вполне сформировался, преимущественно за счет облигатно-планктических прудовых форм, которые начали интенсивно размножаться.

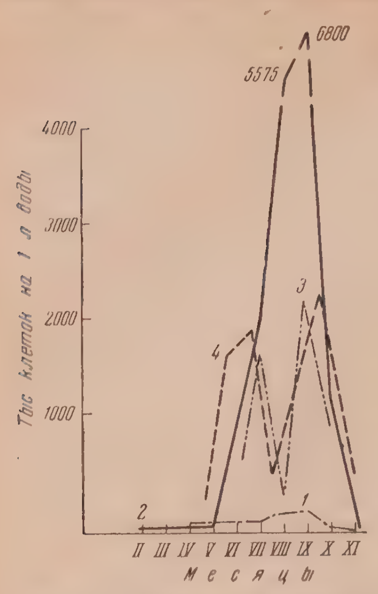


Рис. 2. Колебания численности фитопланктеров в р. Днепре (в тысячах клеток в 1 л воды) на створе у Переяслава в 1938 г. (1) и в 1939 г. (2) и на створе у Днепропетровска в 1929 г. (3) и в 1930 г. (4)

Стационарные наблюдения над сезонными колебаниями численности потамопланктона на Переяславском створе показали, что она изменяется по сезонам и годам в пределах от 500 000 до 5 565 500 клеток фитопланктеров в 1 м³, от 2650 до 451 590 экз. зоопланктеров в 1 м³ и от 300 до 2399 тыс. бактерий в 1 см³ воды. При этом наблюдения показали, что численность отдельных групп потамопланктеров изменяется по сезонам года неодинаково. Так, наибольшая численность бактерий наблюдается зимой, с резким уменьшением в весенний период (Бершова, 1951).

Согласно литературным данным (Строганов, 1939), количество бактерий в реках почти всегда уменьшается зимой (например, в отдельных районах Волги) по сравнению с их количеством в летний период. Но в некоторых реках или отдельных их районах (Ока, Волга у Ярославля) было отмечено значительное увеличение количества бактерий именно в зимний период, что обусловливается большим загрязнением воды, пониженной инсоляцией и меньшим развитием животных, поедающих бактерии. То же наблюдалось и в р. Белой зимой 1941/42 г. (Ролл, Френкель, Гольдштейн и Чернова, 1947).

Сезонное изменение численности водорослей показывает, что она в районе Переяславского створа дает одновершинную кривую, с максимумом в июле — августе, иногда в сентябре (рис. 2). В маловодные и холодные годы (1938 г.), при малом развитии фитопланктеров, этот максимум очень слабо выражен, но кривая численности также одновершинная. Согласно данным Д. Свиренко (1938), в реке у Днепропетровска изменение численности фитопланктеров на протяжении 3 лет выражалось двухвершинной кривой, с несколько меньшим максимумом в июне или июле и вторым — большим — максимумом в августе — сентябре (иногда даже в самом конце сентября). В конце же июля, реже в середине августа численность фитопланктеров в реке у Днепропетровска всегда значительно уменьшалась.

Наблюдения над изменением численности зоопланктеров в Днепре у Переяслава и у Киева в течение ряда лет показали максимум их численности в июле и августе, при типичной одновершинной кривой, т. е. максимум развития животных всегда наступал несколько раньше максимума развития фитопланктеров (рис. 3).

Сопоставляя сезонные изменения численности зоопланктеров в районе Переяслава и у Днепропетровска, следует отметить, что у Днепропетровска изменения численности зоопланктеров, так же как и фитопланктеров, дают двухвершинную кривую с первым максимумом в июле и вторым в первой декаде сентября. В обоих случаях — особенно четко в районе Переяслава — изменение общей численности зоопланктеров целиком повторяет изменение численности Brachionus angularis, ритм развития

которого в значительной мере определяет общую численность планктеров в Днепре.

Отмеченные отличия в изменении численности планктеров у Переяслава и у Днепропетровска, вероятно, связаны с более ранним прогревом

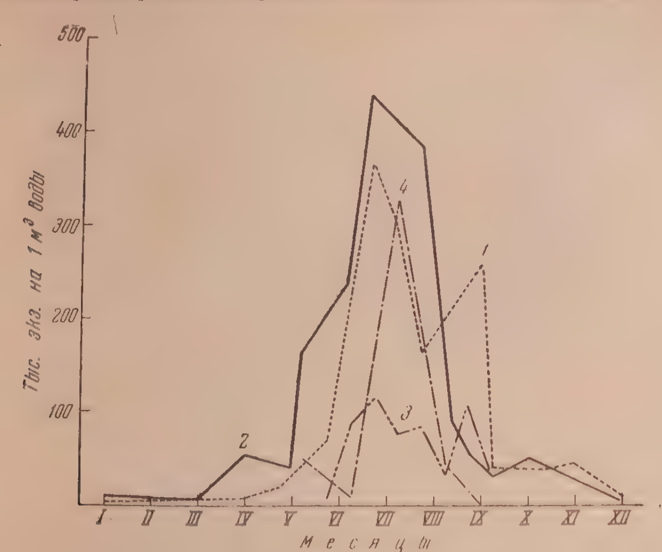


Рис. 3. Среднее количество зоопланктеров в р. Днепре (в тысячах экземпляров на 1 м³ воды)

1 — у Днепропетровска в 1929—1933 гг., *2* — у Киева — Переяслава в 1931—1940 гг., *3* — число экземпляров Br. angularis у Днепропетровска, *4* — то же у Киева — Переяслава

и более поздним охлаждением воды в реке у Днепропетровска. Так, в годы изучения планктона в июне температура воды у Днепропетровска достигала 6—14°, а у Переяслава 5—12°. В сентябре у Днепропетровска температура воды понижалась с 20 до 15°, а у Переяслава — с 18 до 12°. При этом следует отметить, что среднегодичная температура воды у Днепропетровска несколько выше, чем у Переяслава (на 0,5°).

Сопоставление максимальной численности планктеров в различные годы показывает, что величина максимума как планктонных растений, так и животных возрастает с увеличением прогрева воды.

Развитие фитопланктеров в Днепре, очевидно, лимитирует содержание в воде азота. Мы уже отмечали бедность воды Днепра азотистыми соединениями, количество которых доходит до нуля в периоды большого развития фитопланктеров. Сопоставление численности фитопланктеров и содержания в воде реки фосфатов также показывает значительное уменьшение количества последних не только во время паводка, но и в периоды обильного развития планктонных растений. При этом количество фосфатов в днепровской воде всегда было вполне ощутимо (минимум 0,052 мг/л), вследствие чего их нельзя причислить к числу ингредиентов, лимитирующих развитие фитопланктеров в Днепре.

К сожалению, из-за отсутствия достаточных данных мы не можем остановиться более подробно на взаимообусловленности количества фитопланктеров и содержания в воде Днепра биогенных элементов. Точно так же нет возможности остановиться на рассмотрении цикла развития планктонных животных, и мы можем только отметить, что к числу факторов, угнетающих развитие в Днепре планктонных животных и сокращающих период их максимального развития, следует отнести обилие синезеленых водорослей, в периоды значительного развития которых количество животных резко уменьшается.

Изменения в составе и численности планктеров на протяжении года влекли за собой и изменения их биомассы. Из рис. 4 видно, что за период наших наблюдений средняя на створе биомасса фитопланктеров колебалась в пределах от 0,01 до 92,57 г/м³ и бывала максимальной в августе — сентябре. Биомасса же зоопланктеров была значительно меньше и колебалась в пределах от 0,01 до 1,97 г/м³, с максимумом в июле — начале августа.

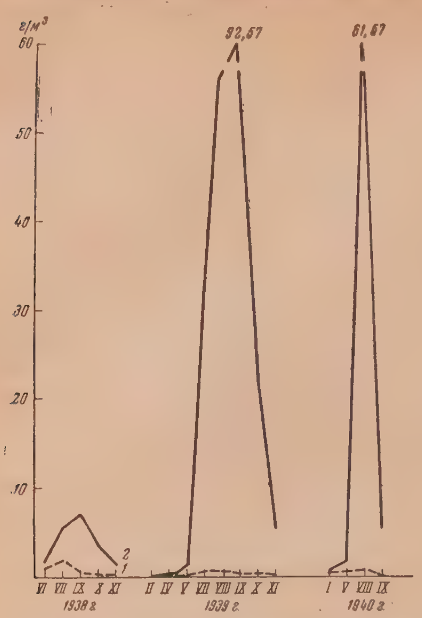


Рис. 4. Изменение биомассы зоо- и фитопланктеров в р. Днепре у Переяслава

1 — зоопланктон, *2* — фитопланктон

В течение длительного периода потамологи, применяя при исследовании рек понятия, разработанные для характеристики планктона озер и прудов, удовлетворялись количественной оценкой развития планктеров по их численности и биомассе. На численность и биомассу планктеров в реке оказывает влияние не только интенсивность их развития, но и степень разбавления или концентрации массой воды реки. Это обусловливается тем, что интенсивность развития планктеров может отставать от увеличения или уменьшения массы воды в реке. Поэтому, как показали нам работы по районированию Днепра (Марковский, 1949; Ролл, 1947), более правильное представление о количестве организмов в толще воды реки дают не численность и биомасса планктеров в единице объема воды, а их расход на данном сечении реки [3]. При исчислении расхода планктеров через створ Днепра у г. Переяслава нами были использованы результаты количественного просчета проб и применены методы расчета, обычно употребляемые для определения расхода взвешенных наносов. Полученные результаты по секундному расходу планктеров изображены на рис. 5.

Рис. 6 позволяет сопоставить изменения температуры воды, жидкого и твердого расхода с данными расхода планктеров, изображенного на рис. 5.

Остановимся сперва на характеристике последнего. Из рис. 5 видно, что изменения секундных расходов планктеров значительны и закономерны. При этом секундные расходы фитопланктеров изменялись в пределах от 0,008 до 36,0 кг, а зоопланктеров — от 5,8 до 641,3 г. В целом динамика расходов может быть выражена одновершинной кривой с максимумом в летнее время. При сопоставлении изменения численности и биомассы планктеров с их секундным расходом видно, что эти величины немного не совпадают, что объясняется несколько различными соотношениями между количеством планктеров и массой воды в реке, т. е. степенью их разбавления.

Существенно подчеркнуть, что величина расхода планктеров зависит не только от величины жидкого расхода реки. Это ясно видно при сопоставлении величины расходов планктеров (рис. 5) и жидкого расхода воды по годам и по сезонам одного и того же года (рис. 6). Особенно хорошо это заметно при сопоставлении жидкого и планктонного расхода

[3] В настоящее время по указанному принципу осуществляется исследование р. Волги (Ляхов, 1953).

реки в паводковый и послепаводковый периоды. Из рис. 5 и 6 видно, что максимальные расходы планктеров всегда наблюдаются не в паводок, а в

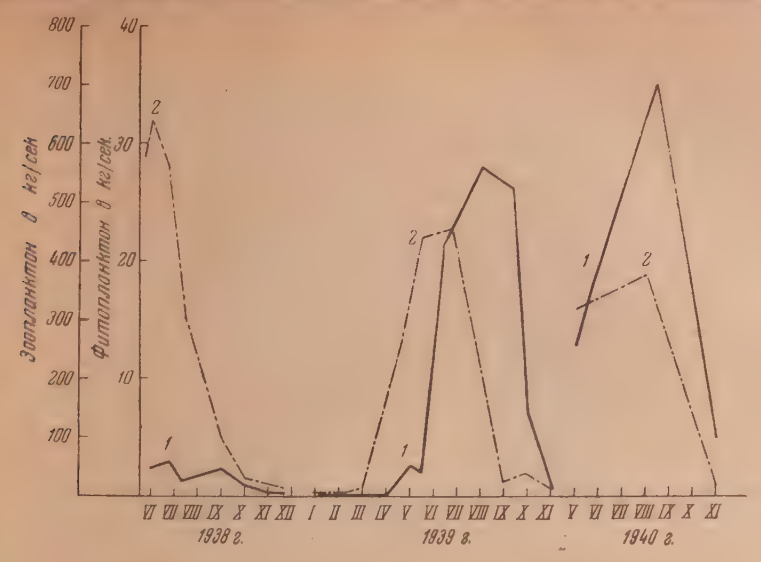


Рис. 5. Расход планктеров в р. Днепре у Переяслава
1 — фитопланктон, *2* — зоопланктон

межень, т. е. в период с минимальным жидким расходом (рис. 6). Вследствие этого максимум жидкого расхода всегда опережает максимальные

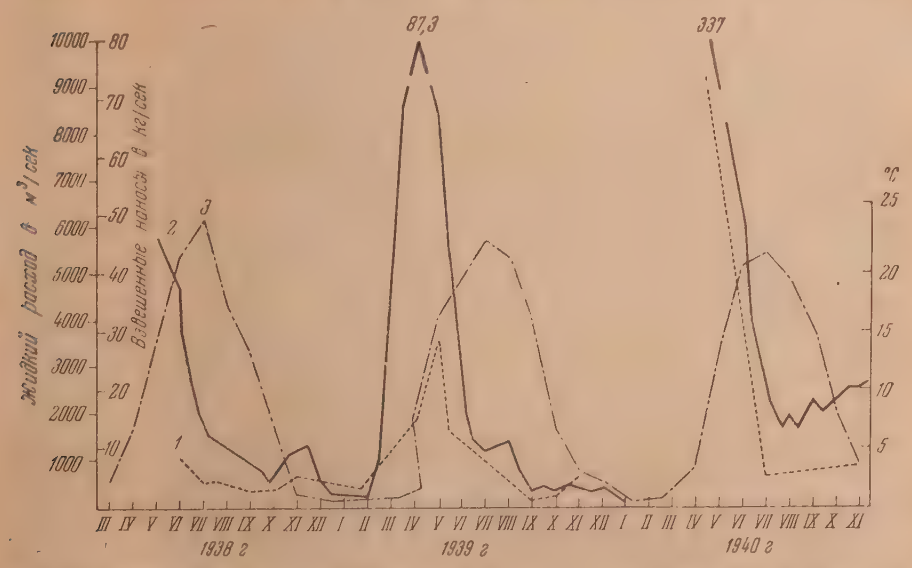


Рис. 6. Жидкий (*1*) и твердый (*2*) расход и температура воды (*3*) в р. Днепре у Переяслава

расходы планктеров. В этом отношении изменения расходов планктеров отличны от расходов взвешенных наносов, так как последние увеличиваются в предпаводковый и паводковый периоды и значительно снижаются в межень. В этом мы видим принципиальное отличие между

планктонным расходом и расходом взвешенных наносов, так как последний обусловливается только гидрологическим режимом реки, в то время как расход планктеров в достаточной мере автономен и зависит не столько от величины жидкого расхода реки, сколько от эколого-физиологических особенностей самих планктеров.

Эколого-физиологические особенности отдельных видов животных и растений в единстве с теми условиями существования, которые складываются в речном потоке, определяют качественный и количественный состав потамопланктона, что в основном и устанавливает величину его расхода.

Исследователями было уделено много внимания вопросу о факторах, существенно влияющих на состав и количество планктеров в реке. При этом были с несомненностью доказаны перерабатывающая сила потока при больших скоростях течения, то вредное влияние, которое оказывает обилие взвесей на численность планктеров, особенно фильтрующих животных, влияние температуры, циклов развития и т. д.

Поэтому, не останавливаясь на всех этих моментах, мы отмечаем только, что на Переяславском створе к числу наиболее существенных факторов, определяющих количество фитопланктона в реке, следует отнести, кроме скорости течения, также температуру воды и количество азота в ней. Мы основываемся на том, что при совершенно одинаковых жидких расходах (см. рис. 6), которые в условиях более или менее постоянного русла сопровождаются одинаковым скоростным режимом в различных тепловых и пищевых условиях, в реке продуцировалось совершенно различное количество фитопланктеров. Существенно, что при мало отличном скоростном режиме в межень, в период которого создавался максимум фитопланктона, величина последнего возрастала примерно пропорционально величине паводка и прогрева воды. Количество взвеси в воде реки, в тех небольших пределах, которые наблюдались нами в Днепре, повидимому, не влияет на развитие планктеров. Так, в 1940 г. при наиболее обильной взвеси наблюдалось и наибольшее количество фитопланктона.

Отмеченную нами зависимость между величиной весеннего паводка и развитием фитопланктона в межень мы ставим в связь с величиной биогенного стока реки и считаем, что паводок, температура и свет являются теми основными факторами, которые определяют количественное развитие фитопланктеров в равнинной реке.

Из рис. 3 видно, что в межень при примерно одинаковых условиях скорости течения в реке создавалось различное количество зоопланктеров. Из рисунка также видно, что в паводковый период в реке бывало больше зоопланктеров, чем в межень. Вследствие этого к числу факторов, лимитирующих развитие планктических животных на участке Днепра в районе нашего створа, нельзя причислить скорости течения.

Трудно также уловить какую-либо зависимость между твердым расходом реки и расходом зоопланктеров, что, вероятно, надо объяснить составом зоопланктона, состоящего в основном из коловраток, которых мало угнетает количество взвеси в воде. В этом отношении значительно яснее зависимость между количеством растений и животных. Из рис. 5 видно, что максимальное количество животных наблюдалось летом 1938 г. (по сравнению с другими годами), когда количество фитопланктеров было наименьшим, а минимальное (также по сравнению с другими годами) — летом 1940 г., в год обильного развития водорослей. Если к этому добавить, что летом 1938 г. количество синезеленых водорослей колебалось от 16,8 до 65% общего числа фитопланктеров, а в 1939 и 1940 гг. оно составляло не менее 91%, то станет понятной отмеченная нами зависимость, так как угнетение развития ряда животных при обилии синезеленых водорослей уже отмечалось в литературе (Винберг, 1954).

Указанная зависимость отчасти подтверждается и очередностью в максимумах зоо- и фитопланктеров. Из рис. 5 видно, что максимальное развитие животных предшествует максимуму развития фитопланктеров

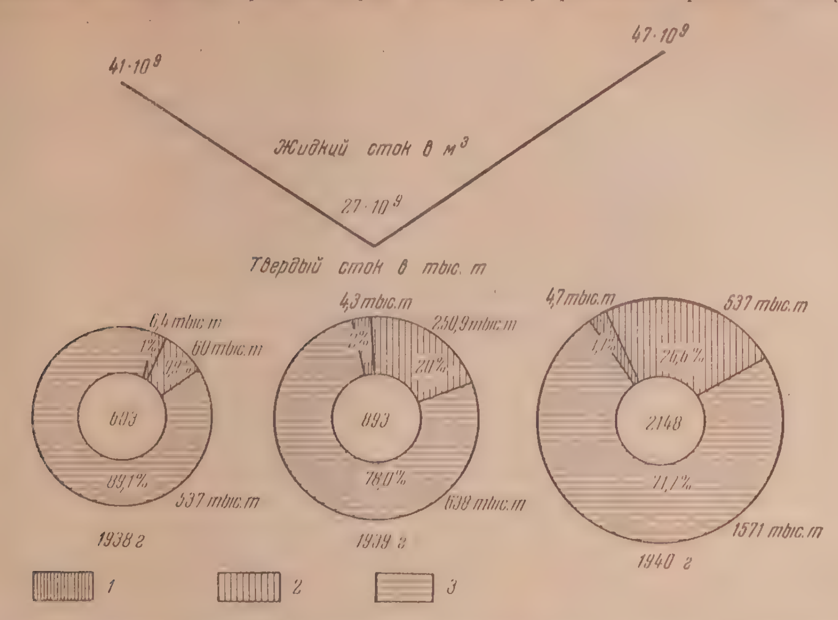


Рис. 7. Жидкий, твердый и планктонный годичный сток р. Днепра у Переяслава
1 — фитопланктон, *2* — зоопланктон, *3* — минеральные взвешенные наносы

и прекращается с наступлением последнего, хотя тепловые условия еще вполне благоприятны для развития животных.

В целом же, как видно из рис. 5 и 6, максимумы жидкого, твердого и планктонного расходов реки наступают в известной последовательности, что и определяет закономерную картину в их динамике.

Отмеченные нами особенности в изменении количества и состава планктеров, проносимых рекой, а также намеченные взаимосвязи между различными фазами ее расхода, подтверждают уже ранее отмеченную особенность потамопланктона в том смысле, что он не является случайной смесью вымытых и несомых рекой организмов, количество которых в этом случае зависело бы только от расхода реки, а представляет собой постепенно формирующийся комплекс организмов, состав которого и количество компонентов определяются их развитием в диалектическом единстве с условиями существования.

Приведенные нами расчеты секундного расхода планктеров на Переяславском створе при наличии рассчитанной кривой жидкого расхода на этом створе и ежедневных наблюдений над изменением уровня позволили подойти с некоторой приближенностью и к расчету планктонного стока реки. Мы отмечаем некоторую приближенность этих расчетов, так как вынуждены были интерполировать расходы планктона для промежутков времени между конкретно определенными их величинами, что, конечно, условно. Планктонные расходы в действительности изменялись, конечно, не так планомерно, как мы это получали при интерполировании. Однако мы считали возможным применение этого метода, так как полученные нами величины биологического стока были того же порядка, что и рассчитанное количество органических веществ в твердом стоке реки. Совпадение этих величин указывает на сравнительную надежность приводимых данных.

Из рис. 7 видно, что сток органической и неорганической взвеси в р. Днепре у Переяслава, в том числе и организмов, колебался по годам от 603 до 2148 тыс. т в год. Минеральная часть этой взвеси с коллоидными частицами и детритом составила от 71,7 до 89%, растительные организмы — от 9,9 до 26,6% и животные — от 1,0 до 2,0%.

Полученные нами данные по планктонному стоку на створе р. Днепра у Переяслава, расположенному в вершине будущего Кременчугского водохранилища, дают основание подойти к вопросу о прогнозировании особенностей планктонного населения в этом будущем водоеме.

Согласно имеющимся проектным данным, постройка плотины на р. Днепре у с. Табурищ (расположенного несколько выше Кременчуга) создаст водохранилище, которое будет выклиниваться между Каневом и Переяславом. При незначительной глубине водохранилища и относительно большой его площади следует ожидать хорошего перемешивания всей его водной массы, вследствие чего нельзя ожидать сколько-нибудь существенного термического расслоения водной массы этого водоема. Поэтому будет обеспечен нормальный транспорт тепла и газов в его придонные слои, что обусловит их хороший прогрев и достаточно высокое содержание кислорода. Неблагополучный кислородный режим придонных слоев водохранилища возможен только в течение короткого времени, в первый период подтопа, так как при становлении этого водоема будут залиты преимущественно песчаные отложения, хорошо перемытые паводком.

Значительно хуже будет зимний кислородный режим Кременчугского водохранилища, так как дефициты кислорода на этом участке реки иногда наблюдаются в подледный период и в настоящее время. В некоторые же годы, даже в условиях незарегулированной реки, дефицит кислорода достигает катастрофических размеров, вызывая массовую гибель рыбы. В полустоячем водохранилище зимние дефициты кислорода будут еще сильнее.

Биогенный сток реки достаточно велик, чтобы обеспечить высокую трофию водохранилища. При внутреннем водообмене, который установится в водохранилище, следует ожидать быстрого круговорота в нем биогенных элементов.

Существенно подчеркнуть значительную сработку, а следовательно, и проточность водохранилища. Важно также, что в его верхней трети и в Сульском заливе следует ожидать значительного развития подводных высших растений, которые займут не менее 12—15% площади этого водоема (до 2 м глубины) и будут существовать в течение почти всего вегетационного периода, так как ежемесячная сработка не будет превышать 30 см.

При отмеченных условиях вряд ли можно ожидать особенно сильной переработки потамопланктона в будущем водоеме. Его трофический и температурный режим будет способствовать длительной вегетации той массы планктонных водорослей, и в частности синезеленых, которая будет в него привноситься с речной водой. Поэтому в водохранилище следует ожидать длительных и более или менее постоянных «цветений» в летнее время. В весенний же период и зимой в составе фитопланктона будут превалировать диатомеи, довольно высокое развитие которых обеспечит то количество биогенных элементов, которые будет приносить река.

Значительная трофия водохранилища создает предпосылку к обильному развитию в нем коловраток, а массовое развитие водорослей будет угнетать ракообразных. Вследствие этого можно допустить, что в открытой части водохранилища в планктоне будут развиваться коловратки, при несколько заниженном количестве ракообразных. Поэтому в целом планктон водохранилища будет похож на планктон больших блюдцеобразных пойменных водоемов, со средней летней биомассой планктона 20—30 г/м³. Значительную часть биомассы планктона будут составлять синезеленые водоросли, а его кормовая биомасса вряд ли превысит

1,0—1,15 г/м³. Вследствие этого в Кременчугском водохранилище вряд ли создадутся особо обильные запасы кормов для планктоноядных рыб.

В противовес этому и в отличие от Каховского водохранилища, на мелководных и заросших участках Кременчугского водохранилища, несомненно, создадутся очень благоприятные условия для развития факультативно планктонных животных, служащих основной пищей для молоди рыб. Их развитию не будет препятствовать медленная сработка уровня, а остатки прошлогодней растительности (вместе с вновь появившейся) создадут для них очень благоприятные жизненные условия. Так как участки, на которых следует ожидать обильного развития факультативно планктонных животных, будут составлять 12—15% общей площади водохранилища, то кормовая база для молоди рыб в нем, повидимому, будет достаточно высокой.

Литература

Бершова О., 1950. Мікробіологічне дослідження середнього Дніпра, Повід. I—II, т. XII, вип. 2—4.— 1951. То же, Повід. IV, т. XIII, вип. 1.

Винберг Г. Г., 1954. Токсический фитопланктон, Усп. совр. биол., т. XXVIII, вып. 2 (5).

Ляхов С. М., 1953. Комплексное изучение биостока р. Волги, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 3.

Марковский Ю., 1949. Районування р. Дніпра за складом його зоопланктону, Тр. Ін-ту гідробіол. АН УРСР, № 23.

Неизвестнова-Жадина Е. С. и Ляхов С. М., 1941. Динамика донных биоценозов р. Оки в связи с динамикой гидрологических факторов, Тр. ЗИН АН СССР, т. XII, вып. 1.

Ролл Я. В., 1929. До вивчення фітопланктону середньої течеї р. Дніпра, Зб. праць Дніпровськ. біол. станції, ч. 5, Тр. фіз.-мат. відд. Укр. Акад. наук, т. XI, вип. 3.— 1947. Гідробіологічне районування ріки, Праці січневої сесії АН УРСР, Доповіді відд. біол. наук, III.

Ролл Я., Френкель Г., Гольденштейн М. и Чернова Е., 1947. Санитарно-биологическое исследование р. Белой в районе г. Уфы 1941—1942 гг., Тр. Ин-та гидробиол. АН УССР, № 21.

Свиренко Д., 1938. Дніпровське водосховище, т. II, вип. 1. V. Фітопланктон водосховища і його заток, Вісн. Дніпропетровськ. гідробіол. станії, т. IV.

Строганов С., 1939. Загрязнение и самоочищение водоемов, Уч. зап. МГУ.

Шиклеев С. М. и Жидков Л. Ф., 1954. Планктонометр-снаряд для сбора количественных проб планктона в потоках, Тр. проблемных и тематических совещаний, вып. II. Проблемы гидробиологии внутренних вод, ЗИН АН СССР.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

МАТЕРИАЛЫ К ПАРАЗИТОЦЕНОЗАМ КРЫС В г. ОРЛЕ

О. А. САМОЙЛОВИЧ

Орловский государственный педагогический институт

Изучение паразитофауны крыс имеет важное значение. Крысы являются немаловажным фактором распространения как паразитарных, так и инфекционных заболеваний среди животных и людей. Так, например, Hymenolepis diminuta Rud., постоянный паразит крыс, встречается и у человека. Возможно паразитирование у человека Hymenolepis fraterna. Trichinella spiralis, паразит крыс, вызывает трихиноз у свиней, от которых заражается и человек. Крысы являются носителями паразитических простейших, а также ряда микробов кишечно-тифозной группы и т. д

В свете задач экологической паразитологии важное значение приобретает изучение вопроса о взаимоотношениях между различными видами паразитов и средой их обитания — организмом хозяина. В настоящей работе приводятся некоторые данные о взаимоотношениях между различными видами паразитов крыс.

На протяжении года было обследовано 100 экз. крыс, в которых найдено 15 видов паразитов (табл. 1).

Таблица 1

Паразитофауна крыс в г. Орле

№ п/п	Название паразита	Место нахождения	% зараженных крыс	Интенсивность заражения (число паразитов)		
				от—до	среднее на 1 вскрытую крысу	среднее на 1 зараженную
1	Entamoeba muris Grassi, 1881 . .	Тонкая кишка	32	—	—	—
2	Giardia muris Grassi, 1879	То же	26	—	—	—
3	Hexamitus muris Grassi, 1881 . . .	„ „	6	—	—	—
4	Eimeria sp.	„ „	4	—	—	—
5	Hymenolepis diminuta Rud., 1819	„ „	57	1—170	9,81	17,2
6	H. fraterna Stiles, 1906	„ „	55	1—301	11,78	21,4
7	Trichomonas muris Grassi, 1879 .	Слепая кишка	10	—	—	—
8	Trichocephalus muris Schrank, 1788	То же	3	1—5	0,7	2,3
9	Trichosomoides crassicauda Bellingham, 1845	Мочевой пузырь	72	1—27	5,27	7,4
10	Trypanosoma lewisi Kent, 1879 . .	Кровь	42	—	—	—
11	Sarcocystis muris Blanchard, 1875	Мышцы	37	—	—	—
12	Trichinella spiralis Owen, 1836 . .	„	2	—	—	—
13	Цистицерки Taenia taeniaformis Batsch, 1786	Печень	55	1—4	0,72	1,3
14	Polyplax spinulosa Burmeister . .	Наружные покровы	27	2—303	14,2	52,5
15	Ceratophyllus fasciatus Bosc. . . .	То же	13	2—6	0,41	3,1

В тонких кишках встречено шесть видов паразитов. Смешанное заражение Entamoeba muris и Giardia muris отмечено в 8%, чистое заражение Entamoeba в 24%, чистое заражение Giardia — в 18% случаев. Hexamitus muris и Eimeria sp. были встречены в единичных крысах и имели второстепенное значение. Преобладающими формами среди паразитов кишечника были представители ленточных червей Hymenolepis diminuta Rudolphi, 1819 и H. fraterna Stiles, 1906, взаимоотношения которых представляют определенный интерес.

Hymenolepis diminuta встречался в крысах в г. Орле в течение всего года. Из 100 вскрытых крыс инвазированными оказались 57 (табл. 2).

Таблица 2

Сезонная зараженность крыс в г. Орле Hymenolepis diminuta

Показатели	Месяцы 1936 г.			Месяцы 1937 г.						
	X	XI	XII	I	III	IV	V	VI	VII	IX
Число вскрытых крыс	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Число зараженных крыс	6	6	3	10	6	5	7	3	1	10
Число паразитов	51	28	8	74	20	58	230	19	170	323
% заражения	60	60	30	100	60	50	70	30	10	100
Интенсивность заражения:										
в среднем на 1 вскрытую крысу	5,1	2,8	0,8	7,4	2,0	5,8	23,0	1,9	17,0	32,3
в среднем на 1 зараженную крысу	8,5	4,66	2,7	7,4	3,33	11,6	32,85	6,33	170	32,3

Интенсивность заражения, выраженная средним числом паразитов на одну зараженную крысу, в первом квартале была 5,9, во втором — 20,4, в третьем — 44,8 и в четвертом — 5,8 экз. паразитов. Снижение интенсивности заражения в холодное время года может быть объяснено уменьшением количества промежуточных хозяев. Харкема (R. Harkema, 1936), проводивший обследование крыс в Северной Каролине, для Hymenolepis diminuta сезонности не обнаружил.

Hymenolepis fraterna Stiles, 1906 также встречался на протяжении круглого года. Крысы были заражены им на 55%. Наибольшее число паразитов, встреченных в одной крысе,— 301 экз. Сезонная зараженность крыс Hymenolepis fraterna представлена в табл. 3.

Интенсивность заражения в первом квартале была 24,2, во втором — 29,4, в третьем — 7,2, в четвертом — 15,6 экз. паразитов в одной зараженной крысе. Резко снизился к третьему кварталу и процент заражения, который с 66% во втором квартале упал до 25% в третьем. Таким образом, заражение крыс паразитом Hymenolepis fraterna в летнее время незначительно.

Сравнение зараженности крыс указанными двумя видами ленточных червей по кварталам видно из цифр, приведенных в табл. 4.

В первом и втором квартале имеется увеличение заражения, и, кроме того, интенсивность заражения Hymenolepis fraterna выше, чем H. diminuta. Затем в летний период, в третьем квартале, интенсивность заражения крыс H. diminuta возрастает до 493, в то время как заражение Hy-

menolepis fraterna уменьшается до 36 экз. Среднее число паразитов первого вида в третьем квартале 44,8, второго — 7,2 экз. Чистое заражение H. diminuta было отмечено у 26 крыс из 100, чистое заражение H. fraterna — у 24 крыс из 100.

Таблица 3

Сезонная зараженность крыс в г. Орле Hymenolepis fraterna

Показатели	Месяцы 1936 г.			Месяцы 1937 г.						
	X	XI	XII	I	III	IV	V	VI	VII	IX
Число вскрытых крыс	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Число зараженных крыс	5	6	9	3	7	9	7	4	1	4
Число паразитов	53	70	189	14	228	449	121	18	13	23
% заражения	50	60	90	30	70	90	70	40	10	40
Интенсивность заражения:										
в среднем на 1 зараженную крысу	10,6	10,2	21,0	4,66	32,57	49,9	17,3	4,5	13	5,75
в среднем на 1 вскрытую крысу	5,3	7	18,9	1,4	22,8	44,9	12,1	1,8	1,3	2,3

Во всех случаях двойных инвазий наблюдается большее или меньшее преобладание одного вида; при меньшем количестве паразитов это явление выступает не так резко, а при большом количестве их становится очень заметным.

Таблица 4

Сравнение интенсивности заражения крыс паразитами Hymenolepis diminuta и H. fraterna (по кварталам)

Показатели	H. diminuta				H. fraterna			
	I	II	III	IV	I	II	III	IV
% заражения	80	50	55	50	50	66	25	66
Общее число паразитов	94	303	493	87	242	588	36	312
Интенсивность заражения (среднее число паразитов на 1 зараженную крысу)	5,9	20,4	44,8	5,8	24,2	29,4	7,2	15,6

В слепой кишке разных особей крыс были найдены в незначительном количестве Trichomonas muris (10%) и Trichocephalus muris (3%). В некоторых органах было обнаружено по одному виду паразита, так что говорить о каких-либо группировках паразитов в этих органах не представляется возможным. Так, в мочевом пузыре были найдены Trichosomoides crassicauda, в крови — Trypanosoma lewisi, в печени — Taenia taeniaformis. В мускулатуре крыс было найдено два вида паразитов, встречающихся в разных особях: Sarcocystis muris — у 37 крыс и Trichinella spiralis — у двух крыс. Из эктопаразитов преобладающей формой был Polyplax spinulosa, обнаруженный у 27 крыс; значительно реже — всего у 12 крыс — встречался Ceratophyllus fasciatus. Смешанное зара-

жение двумя указанными наружными паразитами было лишь у трех крыс, обычно же Polyplax и Ceratophyllus находились в разных особях хозяев.

На основании изложенного фактического материала можно сделать вывод о наличии определенных группировок паразитов, свойственных тем или иным местам обитания — органам, о наличии в этих группировках преобладающих и второстепенных форм, а также об антагонизме между сочленами этих группировок.

Акад. Е. Н. Павловский (1946) говорит, что паразитоценозом предложено называть всю совокупность существ, населяющих организм или какую-либо часть особи хозяина. О части особи приходится говорить потому, что в ней сочлены ее паразитоценоза могут оказывать непосредственное влияние как друг на друга, так и на организм хозяина, а также и на «возможные антагонистические действия сочленов паразитоценоза хозяина» (Павловский, 1946).

В. А. Догель (1941) приводит пример зависимости нахождения одних видов паразитов от наличия других. Веслоногие рачки и глохидии поселяются на одном и том же виде рыбы, причем одни из них становятся антагонистами других. В том случае, когда рыба заражена глохидиями, совершенно отсутствуют рачки, и наоборот.

Второй пример — из наблюдений Г. К. Петрушевского (1940) над щуками, в мочевом пузыре которых паразитируют Phyllodistomum и Myxidium lieberkühni. При заражении мочевого пузыря щуки Phyllodistomum обычно отсутствуют Myxidium. Эта зависимость объясняется тем, что, возможно, «заражение одним из паразитов доставляет иммунитет по отношению к другому». Эти примеры являются подтверждением положений, высказанных акад. Е. Н. Павловским.

Я склонна думать, что подобного рода антагонизм имеет место и в данном случае между Hymenolepis fraterna и H. diminuta, правда, не в такой ярко выраженной степени. H. fraterna встречается одновременно с H. diminuta, но во всех случаях один из видов в большей или меньшей степени преобладает над другим.

Возможно, что антагонические отношения имеются и между другими видами паразитов. Обращает на себя внимание тот факт, что эктопаразиты Polyplax и Ceratophyllus и паразитические простейшие кишечника Entamoeba и Giardia встречались в разных особях хозяина.

Полагаю, что изложенные мною примеры группировок и взаимоотношений паразитов крыс подтверждают мнение акад. Е. Н. Павловского о наличии у животных паразитоценозов и антагонистических отношений между отдельными сочленами паразитоценоза хозяина.

Литература

Догель В. А., 1941. Курс общей паразитологии, Учпедгиз, Л.

Акад. Павловский Е. Н., 1937. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам, Изв. АН СССР, серия биол., № 4.— 1946. Условия и факторы становления организма хозяином паразитов в процессе эволюции, Зоол. журн., т. XXV, вып. 4.

Акад. Павловский Е. Н. и Гнездилов В. Г., 1953. Внутривидовые и межвидовые отношения среди компонентов паразитоценоза кишечника хозяина, Зоол. журн., т. XXXII, вып. 2.

Петрушевский Г. К., 1940. Материалы по паразитам рыб Карелии. II. Паразиты рыб Онежского озера, Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та, т. XXX.

Harkema R., 1936. The parasites of some North Carolina rodents, Ecol. Monogr., vol. 6, No. 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

К РЕВИЗИИ СЕМЕЙСТВА DIPLOGASTEROIDIDAE PARAMONOV, 1952 (PHASMIDIA: DIPLOGASTERATA)

А. А. ПАРАМОНОВ и Е. С. ТУРЛЫГИНА

Гельминтологическая лаборатория АН СССР

Подсемейство Diplogasteroidinae Fil. et Sch. Stekhoven было обосновано для объединения в нем некоторых примитивных родов диплогастерид (Diplogasteridae Steiner, 1929). А. А. Парамонов (1952) предложил подотряд Diplogasterata Paramonov, 1952, тогда как указанное подсемейство было преобразовано в семейство Diplogasteroididae Paramonov, 1952, для которого автор этого семейства предлагает следующий диагноз.

Diplogasterata с примитивной организацией; кутикула тонкокольчатая; хейлостома с тонкими хейлорабдионами, без опорных ребер; протостома длинная, в виде узкой призмы, рабдитоидного типа, с прямыми или слегка выпуклыми про- и мезорабдионами; метастомный спинной зуб маленький или отсутствует; обычен мета-телостомный спинной бугор пищевода; амфиды, если они расположены по бокам головы, — на уровне стомы, поперечноовальной формы или щелевидные и латерально незаметные, или на губах, апикально; один или два яичника, обычно обращенные; семенник, спикулы, рулек, арматура хвоста самца — диплогастероидного типа; бурсальные крылья слабо развиты, узкие, обычна длинная хвостовая нить. Сапробионты, сожители жуков-копрофагов, короедов, в органах дождевых червей, в гниющих растительных органах, в слизевых потоках деревьев.

В качестве типичного рода мы выбираем Diplogasteroides de Man, 1912. В слизевых потоках деревьев.

Филипьев и Шуурманс-Стекговен (I. N. Filipjev a. J. H. Schuurmans-Stekhoven, 1941) включают в состав этого семейства (подсемейства авторов) следующие роды: Rhabditolaimus Fuchs, 1915; Rhabditidoides Rham, 1930, Neodiplogaster Gobb, 1924, Diplogasteroides de Man, 1912. С нашей точки зрения, в эту же группу необходимо внести род Rhabdontolaimus Fuchs, 1931, который указанные выше авторы неправильно рассматривают как представителя семейства диплогастерид. Насколько ошибочно это представление, видно хотя бы из того, что другие авторы, например Шнайдер (W. Schneider, 1939) и Гудэй (T. Goodey, 1951), впадая в другую крайность, рассматривают род Rhabdontolaimus Fuchs, 1931 как подрод рода Rhabditolaimus Fuchs, 1915. Следовательно, в конечном счете один подрод рода попадает в одно подсемейство, а другой подрод того же рода — в другое подсемейство. Напротив, род Neodiplogaster Cobb, 1924 мы не считаем возможным рассматривать в составе семейства диплогастероидид и поддерживаем здесь предложение, согласно которому этот род должен рассматриваться как представитель особого подсемейства (Neodiplogasterinae Paramonov, 1952) диплогастерид. Обосновывается это тем, что род Neodiplogaster Cobb, 1924 — несомненно, специализированная форма, несравнимая по своей организации и адаптивным признакам с представителями диплогастероидид, отличающихся, как ска-

зано в диагнозе, примитивными чертами, ставящими это семейство на грани между диплогастератами и рабдитатами. Род Rhabditidoides Rham, 1930 мы в систему диплогастерат не включаем (Парамонов, 1952).

С другой стороны, мы считаем необходимой более дробную родовую дифференцировку ревизуемого семейства (подсемейства авторов). Чтобы видеть, насколько она необходима, изложим здесь вкратце новейшую историю системы некоторых родов семейства диплогастероидид.

Фёльк (J. Völk, 1950) описал два новых вида, которые он отнес к роду Rhabditolaimus: Rh. leptosoma Völk, 1950 и Rh. magnus Völk, 1950. Оше (G. Osche, 1952) перенес эти виды в состав рода Diplogasteroides de Man, 1912, следуя в этом отношении за Румом (1950). Этот факт показывает, что между родами Rhabditolaimus и Diplogasteroides границы настолько неясны, что возможны различные представления о положении соответственных видов, относимых к этим родам. Сказанное относится как к роду Rhabditolaimus, так и к роду Diplogasteroides. Если исходить из современного видового состава этих родов, то для них мы получим следующие характеристики. Род Rhabditolaimus включает формы с одним яичником и двумя яичниками; с нормальным корпусом пищевода и очень толстым, вдвое превышающим диаметр истмуса (перешейка); с различно организованными стомами; со свободной ротовой капсулой или охваченной пищеводной манжетой. Род Diplogasteroides также включает глубоко различные формы: с амфидами по бокам головы, притом поперечноовальной формы или щелевидной, или же на губах; с бурсальными крыльями или без них; с одним яичником или с двумя; со спинным метастомным зубом или без него и т. п. При такой трактовке родовых диагнозов границы их настолько расплываются, что в результате возникают противоречия в толковании родовой принадлежности различных видов. Поэтому надо приветствовать предложение Гиршмана (H. Hirschmann, 1952), который пошел по пути дифференцировки рода Diplogasteroides de Man, 1912 на два рода: только что названный и новый род Goffartia Hirschmann, 1952. Этот род мы также включаем в систему ревизуемого семейства (подсемейства авторов). С другой стороны, идя по этому же пути более дробной и, соответственно, более четкой дифференцировки родов, мы сочли правильным выделение из комплекса форм этого семейства еще двух новых родов.

Схема соотношений между этими родами показана в следующей определительной таблице.

Определительная таблица родов семейства Diplogasteroididae Paramonov, 1952

1(4). Амфиды лежат по бокам головы, поперечноовальной формы, на уровне протостомы.

2(3). Один или два яичника, стенки протостомы прямые, стома рабдитоидная, с хорошо дифференцированной хейлостомой . . . . **Diplogasteroides** de Man, 1912

3(2). Два яичника; стенки протостомы (про- и мезорабдионы) выпуклые, почему протостома напоминает узкий бочонок . . . . **Goffartia** Hirschmann, 1952

4(1). Амфиды по бокам головы (плохо заметные) или на губах (апикально), не поперечноовальные.

5(10). Стома рабдитоидная или в виде глубокого бокала, причем стенки протостомы с равномерной склеротизацией и без разделения на обособленные кольца; пищеводная манжета иногда отсутствует.

6(7). Стома в виде глубокого бокала, пищеводной манжеты нет, бурсальные крылья постанальные, корпус пищевода обычного диаметра и строения; один яичник . . . . . **Rhabditolaimus** Fuchs, 1915

7(6). Стома рабдитоидная.

8(9). Стома рабдитоидная, манжета есть; крылья бурсы постанальные, либо также и преанальные, корпус пищевода у типичной формы очень толстый, «нависает» над тонким перешейком (истмусом) и кардиальной частью пищевода; хвост относительно короткий; в ходах короедов . . . . **Dirhabdilaimus**, gen. n.

9(8). Крылья бурсы узкие, но длинные, всегда заходят кпереди от ануса и простираются назад до начала нитевидной части хвоста; корпус пищевода стройный, обычных размеров и диаметра; манжеты вокруг мезостомы нет; стома рабдитоидная, длинная, без видимых зубов; обычен хорошо выраженный спинной мета-телостомный пищеводный бугор; хвост стройный, с длинной нитевидной частью; сапробионты . . . . **Anchidiplogasteroides, gen. n.**

10(5). Стома рабдитоидная, но протостома разделена на кольца; с явственной пищеводной манжетой; имеется явственный метастомный спинной зуб, дистальная часть хвоста самцов шиловидная . . . . **Rhabdontolaimus** Fuchs, 1931

I — типичный род — Diplogasteroides de Man, 1912

Диагноз: Diplogasteroididae; амфиды по бокам головы, поперечно-овальные; стома узкая, рабдитоидная, с прямыми рабдионами, в метастоме может быть маленький спинной зуб; спинной мета-телостомный пищеводный бугор обычно выражен, но не резко; средний бульбус хорошо обособлен; один или два яичника, обращенные; если один, то имеется задняя рудиментарная матка с функцией семеприемника; спикулы изогнутые, рулек различной формы, прилегающий или не прилегающий к спикулам, бурсальные крылья рудиментированы до полной невидимости; девять-десять пар папилл в хвосте самца; дистальная часть хвоста нитевидная. Сапробионты; в слизевых потоках деревьев.

1. Типичный вид — D. spengeli de Man, 1912. В слизевых потоках деревьев.

2. D. bidentatus de Cillis, 1917. Описание этого вида нам неизвестно, и он включается сюда провизорно.

3. D. stigmatus Steiner, 1930. В слизевых потоках деревьев.

Гудэй помещает в этот же род вид, описанный Рамом под названием Rhabditidoides longicauda Rham, 1928. Рам, однако, указывает, что эта форма отличается тем, что кардиальная часть пищевода несет явственно выраженные мышцы, почему мы не считаем возможным рассматривать вид Рама в числе диплогастерат (Парамонов, 1952).

II род — Goffartia Hirschmann, 1952

Диагноз: Diplogasteroididae; амфиды, как у Diplogasteroides; ротовая полость в виде узкого бочонка с выгнутыми стенками, без спинного зуба и спинного мета-телостомного пищеводного бугра; хейлостома тонкостенная; пищевод обычных пропорций; два яичника, всегда обращенные; бурсальных крыльев нет, девять-десять пар хвостовых папилл. Спикулы изогнутые, с головками (диагноз по Hirschmann, 1952).

1. Типичный вид — G. heteroceri Hirschmann, 1952. На жуках (Heterocerus fenestratus, H. fusculus).

2. C. africana (Micoletzky, 1915) Hirschmann, 1952. Syn.: Diplogasteroides africana Micoletzky, 1915. Пресная вода. Африка.

3. G. variabilis (Micoletzky, 1922) Hirschmann, 1952. Syn.: Diplogasteroides variabilis Micoletzky, 1922. Пресная вода. Черновицы.

III род — Rhabditolaimus Fuchs, 1915

Диагноз: Diplogasteroididae. Стома в виде глубокого бокала, с тонкостенной хейлостомой, без зубов; амфиды незаметны; один обращенный

передний яичник; вульва кзади от середины тела; крылья бурсы короткие, постанальные, семь пар хвостовых папилл, хвост с нитевидной дистальной частью.

Типичный и единственный вид — Rh. halleri Fuchs, 1915. В трухе ходов короедов.

IV род — Dirhabdilaimus Paramonov et Turlygina, gen. n.

Диагноз: Diplogasteroididae; стома рабдитоидная, с толстыми рабдионами, хейлорабдионы у типичного вида плотные, зубов в стоме нет; мезостома охвачена манжетой пищевода; корпус пищевода массивный, почему средний бульбус слабо обособлен; два яичника, обращенные; хвост обычно без нитевидной дистальной части, бурсальные крылья слабо развиты.

1. Типичный вид — D. pini (Fuchs, 1931) n. comb. Paramonov et Turlygina. Syn.: Rhabditolaimus pini Fuchs, 1931. В ходах короедов.

2. D. leuckarti (Fuchs, 1915) n. comb. Paramonov et Turlygina, Syn.: Rhabditolaimus leuckarti Fuchs, 1915. В ходах короедов.

V род — Anchidiplogasteroides Paramonov et Turlygina, gen. n.

Диагноз: Diplogasteroididae; стома длинная, рабдитоидная, без видимого на тотальных препаратах спинного метастомного зуба; сильно развит спинной мета-телостомный пищеводный бугор; при латеральном положении животного видно, что спинной проторабдион короче остальных; амфиды щелевидные, в передней части головного конца, на уровне проксимальной границы хейлорабдионов; два яичника; редуцированные крылья бурсы лежат пре- и постанально, узкие, но явственные; девять-десять пар хвостовых папилл; дистальная часть хвоста нитевидная у обоих полов. Сапробионты.

1. Типичный вид — A. leptosoma (Völk, 1950) n. comb. Paramonov et Turlygina. Syn.: Rhabditolaimus leptosoma Völk, 1950; Diplogasteroides leptosoma (Völk, 1950) Ruehm, 1950, in Hirschmann, 1951.

Ниже один из авторов (Е. С. Турлыгина) предлагает следующее переописание этого вида, вызванное тем, что Фёльк описал обнаруженный им вид неполно, тогда как Рум, Гиршманн (1952) и Оше (1952) неправильно перевели этот вид в род Diplogasteroides de Mann, 1952. Фёльк ничего не сообщает о строении мета- и телостомы и неверно описывает и рисует стому в целом. Он не дает указаний на положение экскреторного отверстия, нервного кольца, показывает на рисунке, но ничего не сообщает о положении фазмид у самок, о характерной орнаментировке хвоста самцов. Кроме того, экземпляры Фёлька связаны с другой средой, чем представители изученной нами популяции: первые найдены в дождевых червях и в навозных жуках, вторые – в загнившем картофеле. Ввиду изложенного, а также в связи с переводом вида Фёлька в новый род, наконец, в целях более полной дифференцировки рода Anchidiplogasteroides ниже дается полное новое описание вида.

Диагноз вида Anchidiplogasteroides leptosoma (Völk, 1954). Anchidiplogasteroides; длинная рабдитоидная стома без видимого спинного зуба, с сильно развитым спинным мета-телостомным пищеводным бугром; головные органы осязания папиллообразные; отверстия амфид, видимых при вентральном или дорсальном положении животного, лежат на границе между хейлорабдионами и прорабдионами протостомы; в области мета- и телостомы два склеротизованных кольца; в области хейлостомы также имеется одно склеротизованное кольцо кутикулы; пищевод обычного строения и пропорций; нервное кольцо в середине перешейка, очень нежное, трудно наблюдаемое; передняя часть кишечника образует «желудочек»; кишка богата жировыми включениями

в своей стенке; два обращенных яичника, один обращенный семенник; спикулы изогнутые, с головками, рулек прилегающий, тонкий в профиль; длинные бурсальные крылья несут рабдитоидные папиллы, всего их в хвосте самца десять пар; дистальная часть хвоста вытянута в длинную нить. Сапробионты.

Описание. Стройные формы. Если принять диаметр тела у заднего конца стомы за 1, то диаметр у конца пищевода равен 2, у вульвы 3, у ануса он близок к величине диаметра у заднего конца стомы. Концевая нить хвоста длинная у обоих полов.

Формула де Мана (для 10 экз.):

♀1133,8μ	♂1138,2μ
α 26,62 (23—32)	α 27,6 (20,8—40,5)
β 6,5 (6,1—7,1)	β 5,9 (5,8—6,6)
γ 4,6 (4,2—5,4)	γ 5,1 (4,3—5,8)
V 45,7 (40—53) %	

Формула Кобба (для 10 экз.):

$$♀\frac{1,8 \quad — \quad 15 \quad 45,7 \quad 80 \quad 20,5}{1,3 \quad — \quad 2,8 \quad 4,1 \quad 2,1 \quad —}1339,8\mu$$

$$♂\frac{2 \quad — \quad 16 \quad 64 \quad 18}{1,3 \quad — \quad 2,8 \quad 3,5 \quad 2,7}1138,1\mu$$

В формулах Кобба даны: длина ротовой полости, длина пищевода, положение вульвы, ануса, длина хвоста, в «знаменателе» — соответственные диаметры. У самок, описанных Фёльком, наибольшая длина тела меньше, чем у наших экземпляров, достигая максимума, равного 1253 μ. То же явление отмечено у самцов, для которых Фёлък как максимум указывает 1056 μ. Индексы де Мана близки по своим значениям к данным Фёлька.

Кутикула тонкая, кольчатая, кольца слагаются из поперечных рядов очень мелких точечных склероций. Они заметнее у самцов в области конической части хвоста, вдоль латеральных полей. Головной конец тела сужен. Губы слабо развиты. Головные органы имеют форму папилл; их, повидимому, шесть. Рассмотреть их можно только при изучении апикального конца головы.

Стома у самок и самцов примерно одинаковой длины, достигая 24 μ. Длина хейлостомы около 3 μ, протостома несколько более 15 μ, метастома 2,5 μ. Телостома суживается в воронку и переходит в просвет пищевода. Стенки хейлостомы тонкие; она несет одно склеротизованное кольцо. Стенки протостомы (про- и мезорабдионы) утолщены, склеротизованы. В области мета- и телостомы — два кутикулярных кольца (рис. 1).

Спинной мета-телостомный пищеводный бугор (tumulus oesophagi) сильно развит. При рассматривании животного с латеральной стороны видно, что спинной проторабдион короче остальных. Тотчас позади телостомы в ткани пищевода — три опорные балочки (рис. 1).

Пищевод типичный, диплогастероидный; истмус и кардиальная часть пищевода короче, чем корпус, средний бульбус хорошо обособлен; кардиальный бульбус хорошо развит и содержит ядра пищеводных желез (рис. 2). Обособленного кардия нет. Средняя кишка довольно объемистая, образует в переднем отделе типичный желудочек (proventriculus). Как обычно, в области половых трубок средняя кишка суживается, вновь расширяясь в заднем отделе. Длина задней кишки достигает 22,5 μ. По бокам ее четыре (?) ректальные железы. Анальный бугорок слабо раз-

вит. Клетки средней кишки крупные. Вся средняя кишка у наших экземпляров охвачена плотной муфтой «жирового тела», сплошь заполненного жировыми гранулами запасных веществ. Этот факт указывает на значительную жизнеспособность особей. Они жили и размножались у нас в

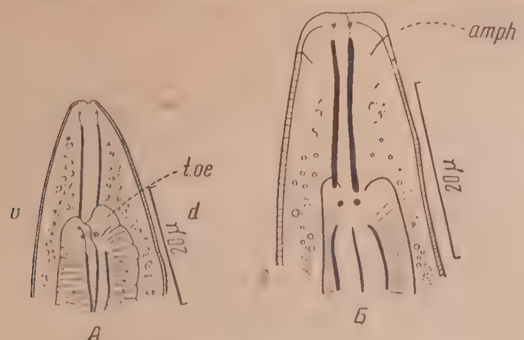


Рис. 1. Головной конец тела Anchidiplogasteroides leptosoma

А — латерально, *Б* — вентрально; *amph* — амфиды, *d* — дорсальная сторона, *t. oe* — tumulus oesophagi, *v* — вентральная сторона тела

элементарной культуре с остатками картофельного клубня, промытыми водой, и без прибавления добавочных питательных веществ в течение почти 2 месяцев. Следует отметить, что у экземпляров, найденных в картофельном клубне, вся средняя кишка была буквально забита многочисленными флагеллятами. Повидимому, в данном случае вопрос идет о симбиотических отношениях между нематодой и ими.

Экскреторное отверстие лежит тотчас позади нервного кольца. Оно очень плохо заметно и было выделено после окрашивания нематод полихромной синькой, на фоне которой нервное кольцо выступает в виде бледного, неокрашенного контура (рис. 2).

У самок две обращенные половые трубки. Загнутые вершины их, как обычно, обращены к вульве, причем передний яичник лежит справа от кишечной трубки, а задний слева. У вполне взрослых и развитых особей вершины яичников много тоньше, чем проксимальные части их. В матках мы наблюдали до восьми яиц, находившихся на ранних стадиях дробления. У многих самок было всего по два яйца — по одному в каждой матке. Длина яиц — до 52 μ, ширина — 24 μ. Губы вульвы сильно выдаются над поверхностью тела (рис. 3).

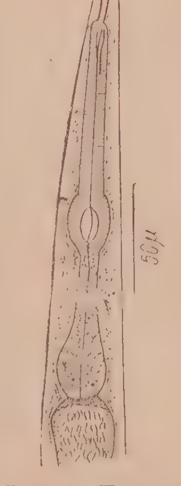


Рис. 2. Передний конец тела Anchidiplogasteroides leptosoma

У самцов один передний семенник, достигающий пищевода. Вершина его загнута назад. Спикулы с хорошо развитой головкой, тонкие, изогнутые, с острым апикальным концом. Длина их по хорде — 35 μ. Рулек пластинчатой формы, 19 μ в длину, прилегает к спикулам (рис. 4). Крылья бурсы узкие, но явственные (рис. 4). Длина бурсы равна 3,5 диаметрам тела у ануса, бурса заходит преанально за уровень головок спикул (рис. 4). При изучении хвоста самцов с вентральной стороны мы установили следующий порядок расположения папилл бурсы: три пары лежат параллельно, причем третья пара почти адanально (рис. 5); остальные пары папилл лежат постанально, из них четыре пары — в конической части хвоста, причем ближайшая к анусу пара папилл обособлена, прочие — сгруппированы в комплекс. Кзади от этого комплекса, вблизи от начала нитевидной части

хвоста, лежит одна пара терминальных папилл (рис. 5). По боковым полям конической части хвоста самцов склероции кутикулы становятся крупными и образуют хорошо заметные латеральные ряды (рис. 4).

Хвост самки по своей конфигурации соответствует хвосту самца (рис. 6), однако нитевидная часть его длиннее и значение α у самок соответственно меньше (см. формулы). Фазмиды были нами обнаружены у самки в узкой части конического отдела хвоста (рис. 6).

Биология. Особи описанного вида были обнаружены Е. С. Турлыгиной в клубнях, загнивших в складе (ноябрь 1953 г.). Как уже было сказано, средняя кишка содержала множество флагеллят, повидимому, симбионтов описываемого вида. Когда нематоды были перенесены в культуру, они вскоре потеряли флагеллят. Последние находили, стало быть, почву для своего развития именно в клубне. Фёльк о флагеллятах ничего

Рис. 3. Область вульвы и половые трубки самки Anchidiplogasteroides leptosoma

А — латерально, *Б* — дорсально

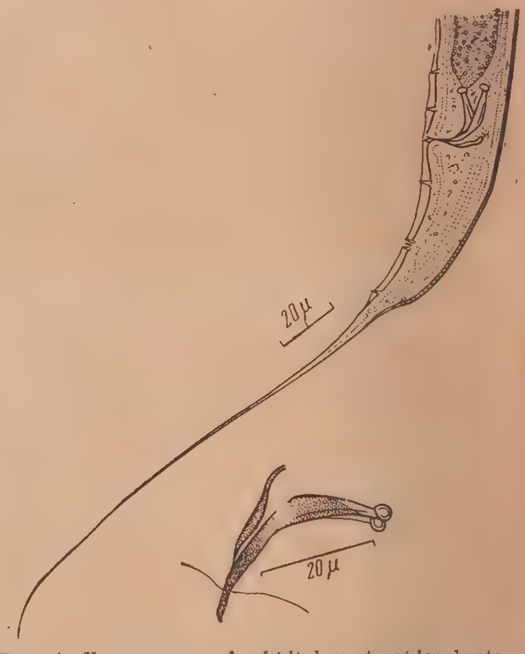


Рис. 4. Хвост самца Anchidiplogasteroides leptosoma латерально; отдельно показаны спикулы и рулек

не сообщает. В культуре, с ухудшением условий питания (по сравнению с клубнем), у некоторых самок возникло живорождение. Число яиц у самок культуры уменьшилось и, как правило, не превышало двух.

Anchidiplogasteroides leptosoma принадлежит к очень подвижным формам. Хотя нематода, видимо, питается за счет детрита и бактерий сапробиотической среды, мы наблюдали также и каннибализм, так как иногда более крупные особи этого вида поедали личинок своей популя-

ции. В культуре Anchidiplogasteroides leptosoma размножался совместно с хищным Eudiplogaster striatus (Bütschli, 1876). Мы наблюдали нападения этого хищника на описанную выше нематоду. Способ нападения тот же, что у многих других хищных нематод, т. е. в форме рефлекса на



Рис. 5. Хвост самца Anchidiplogasteroides leptosoma вентрально

Рис. 6. Хвостовой конец самки Anchidiplogasteroides leptosoma
А — область ануса и фазмиды (*Ph*), *Б* — хвост латерально

прикосновение жертвы к папиллам головного конца. Хищный Eudiplogaster striatus разрывает спинным зубом кутикулу жертвы и затем высасывает ее содержимое. Через некоторое время хищник прекращает питание, а жертва остается еще живой, но совершенно деформированной вследствие потери полостного тургора (рис. 7).

Дифференциальный диагноз. Как было сказано, Фёльк рассматривал описанный выше вид как представителя рода Rhabditolaimus Fuchs, 1915. Оше (1952), следуя, видимо, за Румом (цит. по Hirschmann, 1952), перенес его в род Diplogasteroides de Man, 1912. Гиршманн (1952) указывает, что Рум свел описанный вид Фёлька в синоним к виду Diplogasteroides stigmatus Steiner, 1930. Мы считаем предложение Рума, к которому без какой-либо критики примкнул Гиршманн, неправильным и не можем согласиться с идентификацией фёльковского и штайнеровского видов. Неправомерность такой идентификации видна из следующих

сравнительных данных. Для вида Штайнера характерны: явственные головные папиллы, едва заметные у фёльковского вида; явственные поперечноовальные амфиды, лежащие в передней части протостомы, тогда как у фёльковского вида амфиды щелевидные и лежат на границе между дистальными концами прорабдионов и хейлорабдионов; резкая кольчатость кутикулы, значительно менее резкая у фёльковского вида; рудиментация бурсальных крыльев, узких, но вполне явственных у фёльковского вида; меньшие размеры тела, достигающие 900 μ у самок и 750 μ у самцов, тогда как фёльковские формы крупнее и достигают соответственно 1338 и 1138 μ в длину. Этот комплекс различий достаточен для того, чтобы утверждать неправомерность идентификации форм Штайнера и



Рис. 7. Самец Anchidiplogasteroides leptosoma, растерзанный хищным Eudiplogaster striatus

Фёлька, имеющих, с нашей точки зрения, несомненно, самостоятельное видовое значение и даже относящихся к близким, но различным родам, дифференциальные признаки которых указаны в определительной табличке. Форма, изображаемая Гиршманом (1951, стр. 392, рис. 26) под названием Diplogasteroides stigmatus Steiner, 1930 и рассматриваемая этим автором как идентичная фёльковскому виду (описанному выше), не только не идентична виду Штайнера (D. stigmatus), но сомнительно, чтобы она соответствовала и виду Фёлька, который Гиршманом, видимо, вслед за Румом, рассматривается как синоним штайнеровской формы. Если судить по рисунку Гиршмана (выше цитированному), то фёльковский вид явно отличается заметно более тонкими хейлорабдионами и несколько иным строением мета-телостомного отдела ротовой полости. Мы полагаем, что этих различий недостаточно для выделения «гиршмановской» формы в отдельный вид, однако отметим, что у наших экземпляров хвостовая нить заметно длиннее, чем у «гиршмановской» формы; у наших экземпляров она более чем вдвое превышает расстояние от ануса до терминальных папилл хвоста — у «гиршмановской» формы дистальная нить хвоста лишь немногим больше, чем это же расстояние. Таким образом, мы приходим к следующим выводам: вид Фёлька самостоятелен и не идентичен виду Штайнера; форма, изображенная Гиршманом, — возможно, вариетет вида Фёлька — также не может рассматриваться как идентичная виду Штайнера.

Описанные выше противоречия в толковании родовой принадлежности видов Фёлька с полной очевидностью свидетельствуют о нечеткости диагнозов родов, а следовательно, о необходимости их ревизии, которая и предпринята в настоящей работе.

2. Anchidiplogasteroides magnus (Völk, 1950) n. comb. Paramonov et Turlygina. Syn.: Rhabditolaimus magnus Völk, 1950. На жуках (Necrophorus vespillo, N. vespilloides, Geotrupes silvaticus).

3. Anchidiplogasteroides crassus (Körner, 1954) n. comb. Syn.: Diplogasteroides (Diplogasteroides) crassus Körner, 1954. Этот вид отнесен

Кёрнером (H. Körner, 1954) к роду Diplogasteroides, что противоречит диагнозу де Мана и лишает диагноз этого рода необходимой четкости. В отличие от других видов рода Anchidiplogasteroides, A. crassus характеризуется наличием одного продельфного яичника и задним положением вульвы. В коровой муке Osmoderma.

VI род — Rhabdontolaimus Fuchs, 1931

Диагноз: Diplogasteroididae; прорабдионы и мезорабдионы образуют отдельные кольца; стома охвачена пищеводной манжетой; имеется явственный спинной метастомный зуб; хвост самцов несет бурсальные крылья, достигающие ануса. Дистальная часть хвоста шиловидная. В ходах короедов.

1. Типичный вид: Rh. carinthiacus Fuchs, 1931. В ходах ближе не определенного короеда.

2. Rh. haslacheri Fuchs, 1931. В ходах Scolytes mali.

Кёрнер (1954) счел возможным и этот род перенести в род Diplogasteroides. Мы считаем, что Фукс (1931) совершенно правильно выделил род Rhabdontolaimus, для которого очень характерна дифференцировка стомы на обособленные кольца. Включение фуксовского рода в род Diplogasteroides ничего, кроме путаницы, не вносит и полностью противоречит четкому диагнозу де Мана (1912), предложенному им для рода Diplogasteroides.

В системе семейства Diplogasteroididae перечисленные роды имеют различную таксономическую характеристику. Род Anchidiplogasteroides мы считаем наиболее примитивным; близко к нему примыкает Diplogasteroides; несомненно, что к примитивной группе относится также род Goffartia. Все эти роды характеризуются и наиболее примитивными экологическими отношениями — это жители либо воды (Goffartia), либо слизевых потоков деревьев (типичный вид Diplogasteroides — D. spengeli), либо сапробиотической среды (Anchidiplogasteroides). Роды Rhabditolaimus, Dirhabdilaimus, Rhabdontolaimus, несомненно, специализованные — это обитатели очень специфичных условий, связанные с жуками. Вероятно, в связи с этим роды данной группы характеризуются несколько аберрантной организацией и не могут рассматриваться как примитивные формы. Возможно, что при накоплении нового материала и установлении новых видов этой группы (что весьма вероятно) ее придется выделить в особое подсемейство.

Примитивные формы ревизуемого семейства образуют группу, очень близкую по строению ротовой полости к рабдитидам; поэтому семейство Diplogasteroididae, повидимому, имеет определенное значение в исследовании вопроса о филогенетических связях между рабдитатами и диплогастератами.

Литература

Парамонов А. А., 1952. Опыт экологической классификации фитонематод, Тр. гельминтол. лабор. АН СССР, VI.

Filipjev I. N. a. Schuurmans-Stekhoven J. H., 1941. A manual of the agricultural helmintology, Leiden.

Goodey T., 1951. Soil and freshwater Nematodes, London.

Hirschmann H., 1951. Die Nematoden der Wassergränze mittelfrankischer Gewässer, Zool. Jb., Abt. f. Syst., Bd. 81 (4).

Körner H., 1954. Die Nematodenfauna des vergehenden Holzes und ihre Beziehungen zu den Insekten, Zool. Jb., Syst., Bd. 82 (3—4).

Osche G., 1952. Systematik und Phylogenie der Cattung Rhabditis (Nematoda), Zool. Jb., Syst., Bd. 81 (3).

Ruhm W., 1950. Die Nematoden der Borkenkäfer (цит. по H. Körner, 1954).

Schneider W., 1939. Die Tierwelt Deutschlands und der angränzenden Meeresteile. 36. Würmer oder Wermes. II. Fadenwürmer oder Nematoden.

Steiner G., 1930. The nemic fauna of the slime flux of the Carolina Poplar, J. of agricult. research, vol. 41 (6).

Völk J., 1950. Die Nematoden der Regenwürmer und aasbesuchenden Käfer, Zool. Jb., Abt. f. Syst., Bd. 79 (1—2).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

ОБ ИЗМЕНЕНИЯХ ЖИРОВОЙ ТКАНИ В СВЯЗИ С ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИЕЙ И ДИАПАУЗОЙ НАСЕКОМЫХ

И. А. КУЗНЕЦОВА

Кафедра энтомологии Ленинградского государственного университета им. А. А. Жданова

ВВЕДЕНИЕ

За последние годы доказана большая роль фотопериодических условий в развитии насекомых. Эти вопросы изучались, в частности, на кафедре энтомологии Ленинградского государственного университета им. А. А. Жданова (Данилевский, 1948, 1950; Гейспиц, 1948, 1950; Андрианова, 1948; Глиняная, 1950). Исследованиями показано, что световые условия отражаются сильнее всего на сезонном цикле и возникновении диапаузы. Последняя возникает под действием короткого светового дня, соответствующего осенним условиям.

Физиологические процессы, происходящие в организме насекомых при развитии в разных световых условиях, как и при действии других факторов, вызывающих возникновение покоящихся фаз, остаются недостаточно изученными. Особенно мало данных о гистологических изменениях, происходящих в тканях диапаузирующих особей.

Слайфер (E. H. Slifer, 1949) отметила, что при диапаузе зародыша Melanoplus differencialis приостанавливаются клеточные деления. Т. С. Детинова (1945) исследовала corpora allata комаров рода Anopheles Mg. в связи с возможной ролью их в регуляции метаморфоза; она отмечает различия в строении corpora allata при развитии и имагинальной диапаузе комаров. В работе О. Н. Солодовниковой (1950) приводятся данные по строению жирового тела диапаузирующих и развивающихся особей; перед впадением комаров в диапаузу у них накапливается большое количество жировой ткани, в клетках которой появляются жиро-белковые гранулы.

К. И. Ларченко (1937, 1950) на материале исследований строения жировой ткани установила большую ее чувствительность к любым изменениям, происходящим в организме. На примере пронимф Loxostege sticticalis L. и Agrotis segetum Schiff. К. И. Ларченко показала, что у диапаузирующих особей свободные жировые вакуоли замещаются особо плотными жиро-белковыми гранулами, которые встречаются у развивающихся особей лишь во время метаморфоза. Образованию этих особенно плотных включений К. И. Ларченко придает очень большое значение и считает их появление причиной диапаузы.

Таким образом, при диапаузе и подготовке к ней в организме насекомых происходят значительные изменения, отражающиеся и на анатомо-гистологическом строении тканей. Целью настоящей работы было проследить на нескольких видах гистологические изменения жировой ткани, происходящие в процессе диапаузы и подготовки к ней. Работа выполнена под руководством А. С. Данилевского.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Было изучено несколько видов чешуекрылых. Из них более детально исследованы гусеницы ивовой волнянки (Stilpnotia salicis L.), желтогузки (Euproctis similis Fuessly) и листовертки (Pandemis ribeana Hb.).

Взятые для опыта виды сходны тем, что они диапаузируют на фазе гусеницы. Гусеничная диапауза наиболее удобна для изучения различий в строении диапаузирующих и развивающихся фаз, к тому же она совершенно не исследована. Ивовая волнянка и желтогузка — моновольтинные виды, обладающие прочной диапаузой. Листовертка Pandemis ribeana Hb. отличается от них тем, что дает несколько генераций в году и обладает диапаузой, легко снимающейся под действием света.

Виды, исследованные дополнительно, диапаузируют в фазе гусеницы, куколки и имаго. Дополнительный материал получен для следующих видов: травяного шелкопряда (Cosmotriche potatoria L.), златогузки (Euproctis chrysorrhoea L.), капустной белянки (Pieris brassicae L.), боярышницы (Aporia crataegi L.), щавелевой совки (Acronycta rumicis L.). Исследован также жук дубовой блошки (Haltica saliceti Ws.).

Для получения диапаузы исследованные виды содержались в условиях короткого светового дня. Как показали работы А. С. Данилевского (1948, 1950) и К. Ф. Гейспиц (1948, 1953), световые условия позволяют легко регулировать цикл.

При освещении в течение 12 час. в сутки («короткий день») у поливольтинных видов обязательно наступает диапауза, при освещении в течение 20—24 час. в сутки («длинный день») происходит развитие.

Световой фактор был взят потому, что это наиболее удобный для наших целей способ получения настоящей диапаузы. Этим устранялось влияние температуры и других смежных факторов, оказывающих самостоятельное действие на физиологическое состояние насекомых.

Наряду с гистологическими исследованиями (фиксация по Буэну, окраска железным гематоксилином Гейденгайна), мы проводили витальные наблюдения над тканями.

При вскрытии под бинокуляром отмечали относительное количество жирового тела, его цвет, структуру. Затем лопасть жировой ткани на предметном стекле красили по Бионди (фуксин, метиловый зеленый и оранж) и другими витальными красителями и рассматривали под микроскопом. Это давало возможность витально наблюдать изменения, происходящие в клетках жировой ткани. Все гистологические рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата.

ОПИСАНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

А. Макроскопические изменения, возникающие в жировой ткани при диапаузе

Основные различия в строении жировой ткани активных и диапаузирующих фаз, установленные при вскрытиях и рассмотрении под малым увеличением, показаны в таблице.

Исследованные виды	Колич. жирового тела		Строение жирового тела (лопастей)		Окраска жирового тела		Цвет мальпигиевых сосудов	
	Развитие	Диапауза	Развитие	Диапауза	Развитие	Диапауза	Развитие	Диапауза
Stilpnotia salicis	+	+++	Рыхлые	Плотные, четко обозначенные	Однородная молочная	Просвечивающая, с белыми зернами	Желтый	Белый
Euproctis similis	+	+++	То же	То же	То же	То же	То же	„
Euproctis chrysorrhoea	+	+++	„ „	„ „	„ „	„ „	„ „	„
Aporia crataegi	++	+++	„ „	„ „	„ „	„ „	„ „	„
Cosmotriche potatoria	+	++	„ „	Менее рыхлые	Некоторые лопасти теряют однородность	„ „	Белый	Белый, частью серый
Pieris brassicae	+	++	„ „	То же	Однородная молочная	Намечаются белые зерна		
Acronycta rumicis	+	++	„ „	„ „	То же	То же		
Haltica saliceti	+	+++	„ „	Плотные, четко обозначенные	„ „	Просвечивающая, с белыми зернами	Желтый	Белый

Условные обозначения: «+++» — вся полость без ясно заметных свободных пространств; «++» — большая часть тела заполнена жировой тканью, она лежит неплотно, сохраняя свободные пространства; «+» — в полости тела гусениц единичные лопасти жировой ткани.

При впадении в диапаузу у гусениц происходит увеличение количества жировой ткани. Кроме того, меняется ее внешний вид. У развивающихся гусениц лопасти жировой ткани лежат рыхло в полости тела, у диапаузирующих — они плотные, четко обозначенные.

Очень характерно изменение структуры ткани и в связи с этим — общей окраски. У развивающихся гусениц ткань однотонная молочно-белая, непрозрачная, тогда как у диапаузирующих появляется характерная точечность на более прозрачном фоне. Наименее выражена эта особенность у видов, диапаузирующих в стадии куколки. Так, у гусениц последнего возраста Pieris brassicae L. и Acronycta rumicis L. нет резкого различия как в количестве жировой ткани, так и в структуре лопастей. Некоторая тенденция к увеличению количества жировой ткани и изменению структурности наблюдалась у Pieris brassicae L. в участках прилегающей к кишечнику жировой ткани, которая резко отличается от зеленого периферического.

Хорошо различаются мальпигиевы сосуды: у развивающихся гусениц они желтые или желтоватые, у диапаузирующих обычно белые (см. таблицу).

Уже из макроскопических наблюдений видно, что жировая ткань насекомых претерпевает существенные изменения в связи с диапаузой.

Б. Гистологические изменения, возникающие в жировой ткани при диапаузе

1. Ивовая волнянка (Stilpnotia salicis L.). Диапауза у этого вида в условиях «короткого дня» (12 час. освещения) наступает сразу после второй линьки гусеницы. Подготовка к диапаузе сопровождается постройкой колыбельки в коре дерева. В природных условиях диапауза продолжается с середины лета до весны следующего года.

Диапауза ивовой волнянки очень устойчива, и получить непрерывное развитие данного вида труднее, чем большинства других видов. По данным К. Ф. Гейспиц (1953), непрерывное развитие возможно лишь при очень ограниченных световых и термических колебаниях.

Для сравнения диапаузирующих и активных особей брались гусеницы одной кладки, выращиваемые при 12-часовом и 20-часовом освещении в сутки при температуре в 25°.

При исследовании I возраста у короткодневных и длиннодневных гусениц различия обнаружить не удается. Жировой ткани у них очень мало, она состоит из мелких отдельных лопастей. Клетки жировой ткани мелкие, с круглыми вакуолями и темной, довольно плотной протоплазмой.

У гусениц II возраста при развитии без диапаузы жировая ткань свободно лежит по всей полости тела. Между отдельными лопастями остаются большие свободные пространства, заполненные гемолимфой (рис. 1). Клетки крупные, очень сильно вакуолизированы. Жировые вакуоли различной величины — мелкие, правильной округлой формы, реже крупные, иногда заполняющие почти всю клетку (рис. 2). Границы клеток нерезки, но могут быть прослежены. Протоплазма клеток имеет мелкозернистую структуру. Ядро крупное, рыхлое, с четкими контурами, с большим количеством интенсивно красящихся включений. Этот тип строения сохраняется и у старших возрастов развивающихся гусениц.

Заметные отличия от описанной структуры появляются у гусениц перед диапаузой. Прежде всего происходит усиленное накопление жировой ткани, которая все более заполняет полость тела. Типичная картина диапаузы развивается лишь после прекращения питания и построения кокона.

На витальных препаратах заметны резкие отличия в характере клеточных включений. Вместо крупных и подвижных, легко сливающихся

вакуолей жира, интенсивно красящихся суданом III, типичных для развивающихся форм, в протоплазме появляются мелкие несливающиеся включения. Количество их значительно меньше, чем у развивающихся гусениц. Ядро ясно заметно, с мелкоточечной структурой.

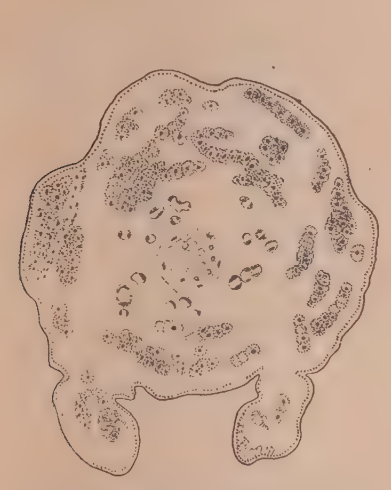


Рис. 1. Ивовая волнянка. Развивающаяся гусеница, слинявшая на III возраст; поперечный срез



Рис. 2. Ивовая волнянка. Клетки жировой ткани развивающейся гусеницы

На срезах видно, что жировая ткань заполняет всю полость тела, почти не оставляя свободных пространств (рис. 3). В клетках жировой ткани диапаузирующих гусениц при окраске гематоксилином Гейденгайна (рис. 4) очень характерны многочисленные, довольно крупные, интенсивно красящиеся черные гранулы. Они концентрируются главным образом вокруг ядра. Ядра крупные, удлиненные, часто сплющенной формы, очень интенсивно красятся. Образование гранул идет в первую очередь в слоях жирового тела, прилегающих к кишечнику. Протоплазма имеет крупноячеистое строение. Но вакуолей со свободным жиром ни на витальных, ни на фиксированных препаратах не заметно. Границы клеток извилисты.



Рис. 3. Ивовая волнянка. Диапаузирующая гусеница; поперечный срез



Рис. 4. Ивовая волнянка. Клетки жировой ткани диапаузирующей гусеницы

Свободные полости тела на срезах обычно заполнены коагулирован-

ной гемолимфой, имеющей характерное губчато-зернистое строение, чего никогда не наблюдалось у развивающихся гусениц, у которых незаполненное жировой тканью пространство на препаратах остается свободным.

Такое состояние жировой ткани сохраняется у гусениц в течение всей диапаузы, но к концу ее на витальных препаратах можно заметить появление жировых капель, вначале немногочисленных. Тем не менее даже у гусениц, уже вышедших из колыбельки, но не начавших питаться, строение жировой ткани сохраняет «диапаузирующий» характер — она содержит многочисленные плотные гранулы.

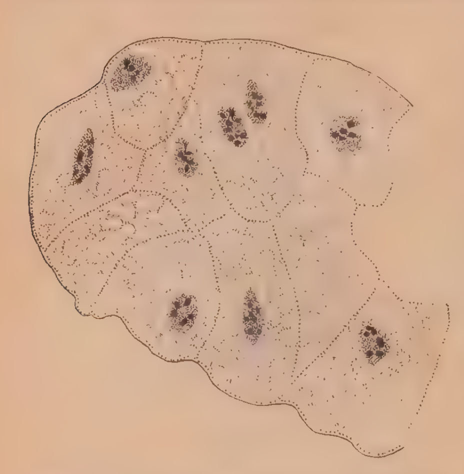


Рис. 5. Желтогузка. Клетки жировой ткани развивающейся гусеницы

Резко изменяется строение жировой ткани у гусениц с началом питания. Гранулы при этом исчезают, появляются жировые вакуоли, но общее количество жировой ткани в результате интенсивного роста гусеницы относительно уменьшается по сравнению со временем диапаузы. На срезах исчезает коагулированная гемолимфа.

Таким образом, во время диапаузы и подготовки к ней в клетках жировой ткани вместо жировых вакуолей появляются крупные, плотные гранулы жиро-белкового характера. Ядра прокрашиваются значительно интенсивнее.

2. Желтогузка (Euproctis similis Fuessly) биологически в общем сходна с ивовой волнянкой. Отличия заключаются в более позднем наступлении диапаузы (IV возраст) и сравнительно меньшей прочности ее. Под влиянием оптимального (18–20-часового) светового режима полностью устраняется диапауза, и все гусеницы развиваются без перерыва. Короткий день (12 час. света в сутки) вызывает диапаузу у всех подопытных гусениц. Уже диапаузирующие гусеницы сравнительно легко начинают развиваться при удлинении дня до оптимальной величины.

У активных гусениц в течение всего периода от выхода из яйца в строении жировой ткани не наблюдается резких изменений. Происходит лишь постепенное увеличение количества жировой ткани к старшим возрастам. Жировая ткань расположена довольно рыхло, отдельными лопастями в несколько клеток.

Строение жировых вакуолей развивающихся гусениц отлично от описанного у ивовой волнянки. Клетки мелкоячеистой структуры сплошь заполнены равномерными, очень мелкими сферическими каплями жира. На витальных препаратах при большом увеличении видно, что клетки равномерно заполнены однородными округлыми вакуолями. На срезах фиксированных гусениц клетка содержит мелкие пустые вакуоли экстрагированного жира. Темноокрашенных гранул нет (рис. 5). Ядро рыхлое, с хорошо видимой ядерной зернистостью.

У гусениц, развивающихся в условиях короткого дня, как и у Stilpnotia salicis L., отличия в строении жировой ткани начинают проявляться с середины возраста, предшествующего диапаузе.

На витальных препаратах уже при малом увеличении заметно стягивание жировых вакуолей к центру клетки, что и обусловливает характерную точечную структуру жировой ткани, указанную в таблице. В период полной диапаузы число вакуолей сильно уменьшается. Они остаются главным образом в центральной части клетки вокруг ядра. Свободная от вакуолей периферическая часть клетки прозрачна.

На срезах прежде всего заметно очень сильное развитие жировой ткани, почти полностью заполняющей полость тела, не оставляя свободных пространств.

Жировые клетки диапаузирующей желтогузки резко отличаются от клеток развивающейся гусеницы. Ядро темное, плотное, меньшей величины, кажется сплющенным. Вокруг ядра венцом располагаются черные мелкие гранулы, интенсивно красящиеся гематоксилином. Количество гранул и размеры их значительно меньшие, чем у ивовой волнянки. Часть клетки свободна от включений; эта плазма имеет крупноячеистое строение. На нитях такой сети расположены мельчайшие черные гранулы. Границы клеток нерезки (рис. 6).



Рис. 6. Желтогузка. Клетки жировой ткани диапаузирующей гусеницы



Рис. 7. Листовертка. Клетки жировой ткани развивающейся гусеницы

Периферическая жировая ткань, лежащая непосредственно под кутикулой, состоит из более крупных клеток. Поэтому создается впечатление, что они содержат меньше гранул, хотя фактически гранул одинаковое количество. При выходе гусеницы из диапаузы в клетке происходит увеличение числа жировых вакуолей вокруг ядра и постепенное расхождение их по всей клетке.

3. З л а т о г у з к а (Euproctis chrysorrhoea L.). У златогузки общая картина сходна с описанной для предыдущего вида. Отличия заключаются в том, что в типичном случае диапаузы при витальном окрашивании наблюдается резкое уменьшение вакуолей — они исчезают почти полностью. На фоне гомогенной протоплазмы выделяется ядро, окруженное венцом мелких, преломляющих свет вакуолей. При выходе гусеницы из диапаузы число вакуолей увеличивается, и у развивающихся форм они полностью заполняют всю клетку. Никаких плотных включений на витальных препаратах не обнаружено.

4. Л и с т о в е р т к а (Pandemis ribeana Hb.) относится к поливольтинным видам; в природе она может давать несколько генераций. Гусеницы последней генерации по достижении III возраста впадают в диапаузу и так зимуют. Опытами студента В. И. Кузнецова было выяснено, что диапауза вызывается влиянием сокращенного дня. Гусеницы, впадающие в диапаузу, приобретают желтоватую окраску в отличие от зеленых развивающихся гусениц. Диапауза непрочна, легко снимается действием повышенной температуры и удлинения дня. Особенности жировой ткани выражаются прежде всего в изменении количества ее.

У развивающихся гусениц жировой ткани очень мало. Она расположена мелкими лопастями в различных местах в полости тела гусеницы, чаще всего непосредственно под кутикулой. Клетки очень сильно вакуолизированы, вакуоли различной величины — от крупных овальных до мелких круглых, ядра овальной формы, с немногочисленной зернистостью (рис. 7).

У диапаузирующих гусениц жировой ткани значительно больше. Клетки ее крупные, с ясно обозначенными границами и многочисленными чет-

кими вакуолями. Последние обычно группируются вокруг ядра, оставляя часть клетки свободной. В некоторых клетках (чаще небольшой величины) они занимают всю протоплазму. В отличие от двух предыдущих видов, на препаратах не обнаружено плотных гранул (рис. 8). Ядро плотное, темное, сильно красящееся. В свободных пространствах между лопастями жирового тела находится коагулированная гемолимфа.



Рис. 8. Листовертка. Клетки жировой ткани диапаузирующей гусеницы

5. Травяной шелкопряд (Cosmotriche potatoria L.) в природе дает всегда одну генерацию; экспериментально этот вид не изучен. Зимует обычно средневозрастная гусеница, продолжающая питание до поздней осени.

В процессе подготовки к зимовке также наблюдаются очень значительные изменения в строении жировой ткани, легко заметные на витальных препаратах при окраске по Бионди. Они сводятся к уменьшению и к полному исчезновению свободных жировых капель в клетке, что изображено на рис. 9, *а, б, в, г.*

У гусеницы, идущей на диапаузу, жировые вакуоли концентрируются вокруг ядра, вначале совершенно его закрывая (рис. 9, *а, б*). Затем они располагаются венцом (рис. 9, *в*) и в момент диапаузы исчезают почти полностью (рис. 9, *г*). Плазма в это время имеет однородную структуру.

Гистологические картины на фиксированных срезах в общем сходны с описанными для Pandemis ribeana Hb.

6. Дубовая блошка (Haltica saiiceti Ws.) биологически отличается от рассмотренных чешуекрылых тем, что диапаузирует в фазе

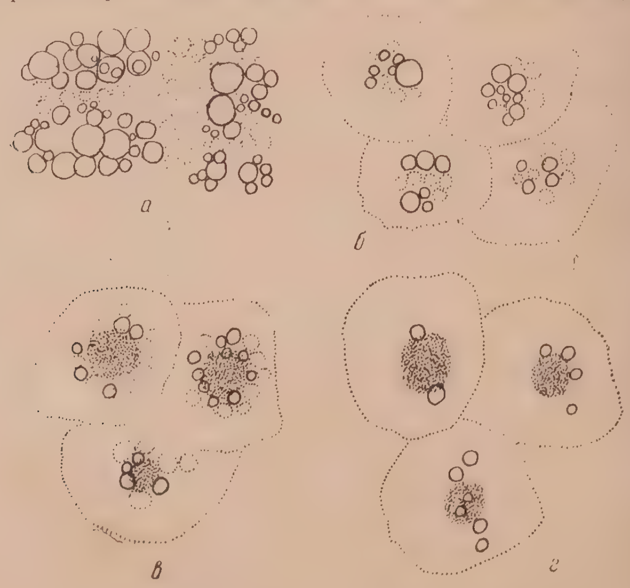


Рис. 9. Травяной шелкопряд. Клетки жировой ткани гусеницы перед уходом в диапаузу, витальные наблюдения. Объяснения см. в тексте

взрослого насекомого. Диапауза возникает под действием условий, непосредственно влияющих на имагинальную фазу. Выходящие из куколок жуки начинают усиленно питаться и накапливать жировую ткань. В за-

висимости от длины дня, как показали опыты Е. И. Глиняной (1950), происходит созревание половых желез. При коротком дне жуки перестают питаться, уходят в подстилку и зимуют. Развитие гонад задерживается.

У развивающихся жуков Haltica saliceti Ws. брюшко более или менее сплющенное, жировой ткани меньше, чем у диапаузирующих. Лопасти лежат рыхло, клетки сильно вакуолизированы. Ядро большое, слабо красящееся, рыхлое, с четкой немногочисленной зернистостью (рис. 10).



Рис. 10. Дубовая блошка. Клетки жировой ткани развивающегося жука

У диапаузирующих жуков жировая ткань плотно заполняет всю полость тела. Клетки их отличаются от жировых клеток развивающихся жуков. Они крупные, более или менее плотные, протоплазма однородно-серая, с большими и малыми вакуолями. Мелкие черные вкрапления усеивают всю клетку и края вакуолей.

Ядра меньше, чем в клетках жировой ткани развивающихся жуков, плотнее, интенсивно окрашиваются (рис. 11). Хорошо видны границы клеток и отдельных лопастей. Свободной гемолимфы почти нет.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изложенный материал показывает, что явление диапаузы, возникающей под влиянием световых условий, во всех исследованных случаях сопровождается значительными изменениями в гистологической структуре жировой ткани и резервных отложений в ней. Эти изменения имеют определенные специфические черты, характеризующие каждый вид, но в общем идут в одном направлении.

Рис. 11. Дубовая блошка. Клетки жировой ткани диапаузирующего жука

Подготовка к диапаузе сопровождается накоплением общей массы жирового тела, выраженным очень ясно. В большинстве случаев микроскопически заметны изменения внешнего вида ткани, что зависит от характера распределения в жировой клетке липоидных включений. Гистологически наиболее общей чертой диапаузирующих особей является уменьшение количества свободного жира в клетках. В большинстве случаев легко прослеживается исчезновение жировых вакуолей, идущее от периферии клетки к ядру. В наиболее ярких случаях (златогузка, травяной шелкопряд) у диапаузирующих особей сохраняются лишь единичные небольшие вакуоли вокруг ядра (рис. 9, *г*).

Другой характерной чертой строения жировой ткани диапаузирующих особей является образование красящихся гранул (рис. 4 и 6). Они, несомненно, соответствуют жиробелковым гранулам, описанным К. И. Ларченко (1937, 1950), О. И. Солодовниковой (1950) и другими авторами. К. И. Ларченко (1937, 1950) придает очень большое значение образованию этих гранул, считая, что возникающая прочная связь жира с белком является непосредственной причиной диапаузы.

Результаты настоящей работы подтверждают, что у развивающихся гусениц в жировой ткани откладывается только жир. У диапаузирующих гусениц в большинстве случаев возможно образование жиро-белковых отложений. Однако считать это явлением, совершенно обязательным для диапаузы, видимо, нет достаточных оснований, так как у диапаузирующих особей Pandemis ribeana Hb. и Cosmotriche potatoria L. жиро-белковые отложения не обнаружены (рис. 8).

Возможно, что существует известная связь между устойчивостью диапаузы и развитием включений этих типов. Наиболее прочной диапаузой из рассмотренных видов обладает ивовая волнянка. У нее на гистологических препаратах обнаруживается наибольшее количество жиро-белковых гранул, заполняющих почти всю клетку (рис. 4). Точно такие же гранулы имеются у диапаузирующих куколок Acronycta rumicis L.

У Pandemis ribeana Hb. и Haltica saliceti Ws., у которых гранулы в жировых клетках отсутствуют (рис. 8, 11), диапауза непрочная.

Наряду с изменениями в характере резервных отложений, можно отметить и некоторые другие особенности в строении диапаузирующих особей. Видны существенные изменения в структуре ядра, которые выражаются в заметном уплотнении его и значительно большей окрашиваемости железным гематоксилином Гейденгайна. Особенно ясно это выражено у Haltica saliceti Ws. (рис. 11) и Pandemis ribeana Hb. (рис. 8).

Интересно сопоставить гистологические картины с данными биохимических исследований диапаузирующих насекомых. К сожалению, эти данные большей частью очень неполны. Обычно считают (Кожанчиков, 1948; Золотарев, 1948), что в тканях диапаузирующих особей происходит большее накопление жира. По всей вероятности, это связано с накоплением массы ткани. Большинство данных относится к общей жировой вытяжке, без учета качественного состава жиров.

Гистологические картины могут быть использованы для диагностики состояния диапаузы. С этой же целью было поставлено несколько экспериментов с окислительно-восстановительными реакциями. Из проведенных опытов ясно, что окислительные свойства гемолимфы и тканей у развивающихся гусениц значительно выше, чем у идущих на диапаузу. Точно так же, как и гистологические различия, разница в окислительных процессах обнаруживается незадолго до диапаузы. Это достаточно четко показали опыты с марганцем (реакции по Н. Я. Кузнецову), где окислительная способность у диапаузирующих особей примерно на 25% ниже таковой у развивающихся. Сходный результат получен в реакциях меланоза и окисления лейкоформы метиленовой синьки (гипосульфит-вейс по Г. И. Роскину, 1946).

Дальнейшие гистологические и гистохимические исследования, несомненно, будут способствовать выяснению физиологического механизма явлений диапаузы.

ВЫВОДЫ

1. Сравнительные исследования внутреннего строения активных и диапаузирующих фаз нескольких видов насекомых — Stilpnotia salicis L., Euproctis similis Fuessly, Pandemis ribeana Hb., Haltica saliceti Ws. и др.— показали, что состояние диапаузы сопровождается глубокими физиологическими изменениями, особенно заметными на жировой ткани.

2. При подготовке к диапаузе происходит общее накопление жировой ткани, сопровождающееся изменениями ее структуры и окраски.

3. Витальные наблюдения показывают, что при подготовке к диапаузе происходит исчезновение в клетках свободных вакуолей жира. Этот процесс заключается в стягивании жировых капель к ядру и постепенном их исчезновении. Одновременно происходит появление красящихся жиро-белковых включений.

4. По характеру включений в период диапаузы из исследованных видов выделяются Pandemis ribeana Hb. и Haltica saliceti Ws., у которых в протоплазме жировых клеток в период диапаузы жиро-белковые гранулы не наблюдались.

5. В период диапаузы большие изменения претерпевает ядро жировых клеток, которое уменьшается в размерах, становится более компактным.

Литература

Андрианова Н. С., 1948. Влияние света на рост и развитие дубового шелкопряда, в кн. «Культура дубового шелкопряда в СССР», М.

Гейспиц К. Ф., 1949. Свет как фактор, регулирующий цикл развития соснового шелкопряда, ДАН СССР, т. 68, № 4.— 1953. Влияние световых условий на развитие моновольтинных чешуекрылых, Энтомол. обозр., т. 33.

Данилевский А. С., 1948. Фотопериодическая реакция насекомых в условиях искусственного освещения, ДАН СССР, т. 60, № 3.— 1950. Фотопериодизм и его роль в экологии насекомых. II Экологическая конференция по проблеме «Массовые размножения животных и их прогнозы», ч. 1, Киев.

Данилевский А. С. и Гейспиц К. Ф., 1948. Влияние суточной периодичности освещения на сезонную цикличность насекомых, ДАН СССР, т. 59, № 2.

Данилевский А. С. и Глиняная Е. И., 1950. О влиянии режима освещения и температуры на возникновение диапаузы у насекомых, ДАН СССР, т. 71, № 5.

Детинова Т. С., 1945. Влияние желез внутренней секреции на созревание половых продуктов и имагинальную диапаузу у обыкновенного малярийного комара, Зоол. журн., т. XXIV, вып. 5.

Золотарев Е. Х., 1947. Диапауза и развитие куколок китайского дубового шелкопряда (Antheraea pernyi de Guer.), Зоол. журн., т. XXVI, вып. 6.— 1948. Биология диапаузы куколок дубового шелкопряда, В кн. «Культура дубового шелкопряда в СССР», М.

Кожанчиков И. В., 1937. Рост и физиологическое состояние организмов насекомых в связи с влиянием экологических факторов, Зоол. журн., т. XVI, вып. 1.— 1948. Зимовка и диапауза чешуекрылых насекомых сем. Orgyidae (Lepidoptera, Insecta), Изв. АН СССР, серия биол., № 6.

Кузнецов И. Я., 1948. Основы физиологии насекомых, Л.

Ларченко К. И., 1937. Цикл развития жирового тела лугового мотылька и озимой совки и его связь с созреванием и плодовитостью, Энтомол. обозр., т. 27, № 1—2.— 1946. Роль клеток крови и жирового тела в цикле развития виноградного червеца Pseudococcus citri, Изв. АН СССР, № 2—3.— 1950. Закономерности онтогенеза насекомых (докт. дисс.).

Роскин Г. И., 1946. Микроскопическая техника.

Солодовникова О. И., 1950. Цикл развития жирового тела и связь его с плодовитостью у комаров Anopheles maculipennis Sacharovi, A. superpictus и A. hyrcanus, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 6.

Slifer E. H., 1949. Changes in certain of the grasshopper egg coverings during development as indicated by fast green and other gyes, J. of Experiment. Zool., vol. 110, No. 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВОГО СОСТАВА ЭНТОМОВРЕДИТЕЛЕЙ ДУБА НА КРИВОРОЖЬЕ

В. Е. БОЧЕНКО

Кафедра зоологии и дарвинизма Криворожского государственного педагогического института

Вопросы экологического анализа энтомофауны представляют интерес в связи с разработкой различных мероприятий по выявлению и уничтожению насекомых — вредителей древесно-кустарниковой растительности. Кроме того, данный вопрос интересен для изучения зоогеографического и экологического распространения отдельных видов насекомых-вредителей. Материалы статьи послужат дополнением к имеющимся в литературе данным С. И. Медведева, В. Н. Старка и др.

В результате стационарных исследований на 19 постоянных участках, проводимых с 1949 г. по настоящее время в посадках Кривого Рога и прилежащих районов, нами обнаружено более 100 видов различных насекомых, повреждающих дуб.

Анализируя видовой состав по географическому распространению, мы можем отметить, что данные вредители частично являются представителями лесной зоны. К ним нужно отнести желудевого долгоносика (Curculio glandium Marsh.), дубовую листовертку (Tortrix viridana L.), северного клита (Plagionotus detritus L.) и другие виды. Основная же масса видов энтомовредителей Криворожья формируется за счет вредителей плодово-ягодных культур, которые растут либо в самих посадках, либо поблизости от них. За счет последних нужно отнести наличие в посадках ботанического сада на дубе кольчатого шелкопряда (Malacosoma neustria L.), непарного шелкопряда (Ocneria dispar L.), златогузки (Euproctis chrysorrhoea L.), боярышницы (Aporia crataegi L.) и других насекомых.

Так же как и в других районах страны, хотя в значительно меньшей степени, на формирование энтомовредителей Криворожья оказывает влияние энтомофауна байрачных лесов и привозного посадочного материала.

В значительной степени энтомофауна древесно-кустарниковых посадок Криворожья формируется за счет насекомых — вредителей травянистой растительности. Из этих насекомых в посадках особенно часто вредят медляк песчаный (Opatrum sabulosum L.), степной медляк (Blaps halophila Fisch.-W.), луговой мотылек (Loxostege sticticalis L.), степной щелкун (Agriotes gurgistanus Fald.), клоп — вредная черепашка (Eurygaster integriceps Put.), остроголовая черепашка (Aelia acuminata L.) и другие виды (всего 23).

Важным фактором в появлении и смене энтомофауны вредителей на Криворожье является возраст посадок; так, например, дубовые сеянцы на Криворожье, как и в большинстве степных лесничеств, повреждаются всеядными вредителями корневой системы главным образом травянистых растений степи. Среди них нужно назвать щелкунов (Elateridae), чернотелок (Opatrum, Blaps), медведку (Gryllotalpa gryllotalpa L.).

Как известно, по мере роста посадок вред от корневых вредителей уменьшается, и им начинают больше вредить насекомые, повреждающие листья и стволики дуба. Среди таких насекомых первостепенное значение имеют различные многоядные и специализированные сосущие вредители, а также минирующие моли; вред от листогрызов, по сравнению с этими насекомыми, значительно меньше. Если сравнить процент повреждения дубовых сеянцев в этот период по всем трем упомянутым экологическим группам, то намечается следующая закономерность: повреждения сосущими вредителями (Eurygaster, Tuberculatus, Lachnus) представляют около 45%, грызущими (Loxostege, Ocneria, Malacosoma) — около 20% и вредителями корней (Elateridae, Opatrum, Blaps) — около 30%. Из насекомых сосущего комплекса необходимо особенно отметить вред от следующих всеядных клопов: рапсовый клоп (Eurydema oleracea L.), клоп черепашка вредная (Eurygaster integriceps Put.), ромбовик обыкновенный (Coreus marginatus L.), тля дубовая желтая (Tuberculatus quercus Kalt.), дубовая филлоксера (Phylloxera coccinea Hayd.), кермес дубовый южный (Kermes roboris Fonx.), запятовидная щитовка (Lepidisaphes ulmi L.). Данные виды вредителей особенно приурочены к посадкам, граничащим со степной травянистой растительностью и посевами злаковых культур.

Среди грызущих вредителей заслуживают внимания такие виды, как кругломинирующая моль (Tischeria dodonea Stt.), широкоминирующая моль-крошка (Nepticula atricapitella Oliv.), стягивающая орехотворка (Andricus curvator Hart.), нумизматическая орехотворка (Neuroterus numismalis Fourc.), яблоковидная орехотворка (Diplolepis quercus-folii L.), дубовая блошка (Haltica saliceti Wse.) и др.

С увеличением возраста дуба увеличивается количество видов грызущих вредителей кроны, среди которых нужно отметить постепенное увеличение количества тенелюбивых видов и уменьшение светолюбивых. Среди светолюбивых видов старых дубовых посадок на Криворожье встречается большое количество видов, характерных вообще для опушек и изреженных светлых лесов. К таким насекомым нужно отнести боярышницу (Aporia crataegi L.) (встречается в посадках дуба и плодовых культур), долгоносика (Rhynchites germanicus Hbst.), дубового трубковерта (Attelabus nitens Scop.), майского хруща (Melolontha hippocastani F.), апрельского хруща (Rhizotrogus aequinoctialis Hbst.) и другие виды.

По распространению насекомые, повреждающие лесопосадки Криворожья, могут быть разбиты на три группы: 1) повсеместно встречающиеся в степи и лесостепи виды; 2) виды более северных районов степной зоны; 3) виды, характеризующиеся спорадическим распространением.

К группе повсеместно встречающихся видов насекомых-вредителей в лесопосадках Криворожья относятся кольчатый шелкопряд (Melacosoma neustria L.), лунка серебристая (Phalera bucephala L.), желудевый долгоносик (Curculio glandium Marsh.) и др. К насекомым из более северных частей степной зоны, встречаемых в лесопосадках Криворожья, можно отнести такие виды, как дубовый трубковерт (Attelabus niteus Scop.), краснохвост (Dasychira pudibunda L.), совка-лишайница (Diphtera alpium Osback.) и др. К насекомым, имеющим спорадическое распространение, относятся такие виды, как апрельский хрущ (Rhizotrogus aequinoctialis Hbst.), непарный шелкопряд (Ocneria dispar L.), зимняя пяденица (Operophthera brumata L.), желудевая плодожорка (Carpocapsa splendana Hb.) и др.

Из работ С. И. Медведева (1950) и Б. А. Вайнштейна (1949) известно, что энтомофауна вредителей дуба различается в зависимости от типа дубовых посадок. Это положение подтверждается на примере различных типов дубовых посадок Криворожья. Такое различие в видовом составе энтомофауны вызвано несходным видовым составом растительных ком-

плексов и, как следствие этого, различием в освещенности, продуваемости, температуре воздуха и почвы, химическом составе почвы и др.

Среди всего разнообразия дубовых посадок Криворожья можно наметить три типа посадок, включая посадки Гуровского леса Кировоградской области): 1) чистые дубовые посадки, 2) посадки дуба с другими древесными породами (ясень обыкновенный, ясень американский, клен ясенелистный, греческий орех, яблоня, вишня и др.), 3) посадки дуба с кустарниками (желтая акация, берест, лох, клен полевой и др.).

1. Чистые дубовые посадки

Эти посадки достигают высоты 10—12 м и представлены дубом обыкновенным; в них почти совершенно отсутствует травянистый ярус, мертвый покров почвы достигает толщины 5—7 см. Продуваемость такой посадки меньшая, чем посадок с кустарниковым ярусом. Освещенность, особенно в нижней части кроны, совершенно незначительная. Средняя температура самого жаркого месяца — июля под кроной дуба в чисто дубовых посадках колеблется в пределах 24—25,3°. Под кроной на высоте 1 м от земли среднеиюльская температура данной посадки равна 23—24°, а на той же высоте на открытом воздухе 32—34°. Это создает специфические условия для развивающейся энтомофауны. Среди насекомых, повреждающих дуб в данных посадках, нужно отметить следующие виды: дубовую листовертку, кольчатого шелкопряда, дубовую хохлатку (Notodonta anceps Goeze), кругломинирующую и широкоминирующую молей-крошек, дубового трубковерта, желудевого долгоносика, стягивающую орехотворку, нумизматическую орехотворку, яблоковидную орехотворку, дубовую блошку, желтую дубовую тлю (Tuberculatus quercus Kalt.), дубового усача (Acimerus), медведку, майского хруща, черного и степного щелкунов. Сильный вред данным посадкам наносит желудевый долгоносик, который повреждает около 90% желудей. Из общего количества насекомых — вредителей дуба на данный тип посадок приходится 27 видов.

Анализируя видовой состав насекомых, нужно отметить, что для большей их части характерна специализация в отношении питания одним видом растения — дубом; исключение представляют такие виды, как дубовая блошка и корневые вредители, которые являются многоядными. Большинство видов насекомых в посадках данного типа, как это видно из вышеперечисленного, характерно для лесостепи Подмосковья, Киевщины, Харьковщины (желудевый долгоносик, бурая дубовая тля и другие виды).

2. Посадки дуба с другими древесными породами (ясень)

Эти посадки представляют смесь плотнокронной породы (дуб обыкновенный) с полуажурной (ясени обыкновенный и американский) и достигают высоты 10—15 м. Дуб и ясень здесь были посажены одновременно, вследствие чего дуб отстал по своему развитию от ясеня и находится в угнетенном состоянии. Анализ видового состава насекомых — вредителей дуба в данных посадках указывает на значительное превосходство количества грызущих вредителей (18 видов) над сосущими (четыре вида). Среди грызущих вредителей заслуживают внимания массовые виды — обитатели дубовых посадок в степной зоне, к которым относятся дубовая листовертка, непарный шелкопряд, дубовый трубковерт, желудевый долгоносик, желудевая плодожорка и другие виды. Обращает на себя внимание значительный перевес, как и в предыдущем типе посадок, количества повреждений желудей желудевым долгоносиком (до 68%) по сравнению с повреждениями их желудевой плодожоркой. Из сосущих и галлообразующих вредителей встречаются яблоковидная, стягивающая,

шишковидная и нумизматическая орехотворки, южный дубовый кермес и другие виды. Листья дуба повреждает 11 видов, ствол и ветви дуба — восемь видов, цветы и плоды дуба повреждает три вида. Корневой системе молодых дубков в данных посадках вредят майский хрущ, полосатый и черный щелкуны.

Если сравнить видовой состав насекомых — вредителей дуба в чистых дубовых посадках и посадках дубово-ясеневых, то можно установить следующие закономерности: 1) в дубово-ясеневых посадках значительно уменьшается количество видов насекомых, питающихся листьями дуба; 2) увеличивается количество видов насекомых — вредителей ствола и ветвей дуба примерно вдвое; 3) количество видов корневых вредителей уменьшается за счет отсутствия в данном типе посадок медведок, что связано с незначительным развитием или отсутствием мертвого покрова почвы.

3. Посадки дуба с кустарниками

Сочетание дуба с желтой акацией обеспечивает полутеневой тип посадки. Желтая акация не имеет с дубом общих вредителей, кроме многоядных блошек, отчего дуб в таком сочетании только выигрывает. В посадках почти отсутствуют светолюбивые всеядные вредители полевых культур, и энтомофауна вредителей дуба в этих участках значительно беднее, чем в других типах дубовых посадок. Среди встречающихся здесь видов вредителей отмечается незначительное количество видов сосущих насекомых (дубовая листовая филлоксера и южный дубовый кермес). Из грызущих вредителей наиболее распространенными являются травяная и дубовая блошки, дубовый трубковерт, полосатый и черный щелкуны, яблоковидная орехотворка и иногда златогузка. Общими вредителями дуба и травянистых растений являются зеленые и синекрылые кобылки, луговой мотылек, клоп-ромбовик обыкновенный и черепашка вредная. Но в целом дуб в сочетании с желтой акацией меньше повреждается насекомыми-вредителями.

Посадка дуба с кустарником — вишней-маголебкой. Эта посадка обеспечивает, как и предыдущий тип, хорошие защитные свойства лесополосы. Сочетание ограничивает пестроту и интенсивность развития травянистого покрова, дает больше тени и способствует развитию гумусового горизонта и лесной подстилки в посадке. Видовой состав насекомых-вредителей в данном типе посадок на Криворожье увеличивается главным образом за счет всеядных вредителей плодово-ягодных культур. К этим вредителям относятся шелкопряды (златогузка, кольчатый, непарный), букарка и др. Специализированными вредителями дуба данный тип посадок, как и предыдущий, повреждается незначительно.

Как уже отмечалось ранее, насекомые-вредители располагаются в посадке неравномерно. Кроме видового состава растительности данной посадки, на распределение и концентрацию различных видов насекомых-вредителей на Криворожье влияет присутствие в воздухе примеси газа промышленных предприятий, а также морозобойность и другие факторы, связанные с изменениями рельефа и состава почвы. В местах, сильно загрязненных газами, встречаются наиболее газоустойчивые виды насекомых (запятовидная щитовка и др.). В местах морозобойности, где резкие колебания среднесуточной температуры (в июле 10—30°) приводят к ослаблению древесно-кустарниковой растительности, энтомофауна вредителей обладает устойчивостью против температурных колебаний.

В дубовой посадке данных участков дубы особенно сильно повреждаются дубовой блошкой, дубовым трубковертом, непарным шелкопрядом, стягивающей орехотворкой, желудевой плодожоркой, желтой дубовой тлей. Среди корневых вредителей преобладают чернотелки. По мере удаления от морозобойных участков к видовому составу вредителей прибавляется большее количество насекомых-вредителей грызущего типа.

Среди них нужно назвать апрельского хруща, желудевого долгоносика, различные виды минирующих молей, дубовую листовертку, яблоковидную орехотворку и др.

На основании приведенного можно сделать вывод, что в условиях морозобойности живут насекомые, которые наиболее приспособились к резким суточным колебаниям температуры и влажности. Эти приспособления выражаются в том, что личинки насекомых, т. е. стадии малоподвижные, находятся в укрытиях (трубка листа — трубковерты, желуди и др.). Наличие желудевой плодожорки в данных посадках можно объяснить также и тем, что в результате частичного вымерзания кроны становятся хорошо освещенными. Некоторые насекомые из морозобойных мест приспосабливают циклы развития к колебаниям температуры и влажности, что ведет к растянутости времени развития по сравнению с обычным — до 1 месяца. К таким насекомым нужно прежде всего отнести непарного шелкопряда и дубового трубковерта.

Выводы

1. Состав энтомофауны вредителей лесопосадок Криворожья неоднороден и представлен видами насекомых как южной, так и более северной фауны. Кроме того, встречается ряд насекомых-вредителей травянистых растений степей. Среди последних особого внимания заслуживают клопы-черепашки, луговой мотылек, травяные блошки и всеядные вредители корневой системы (в том числе щелкуны, чернотелки и долгоносики).

2. Среди имеющихся типов древесно-кустарниковых посадок на Криворожье, в том числе и парковых, наименее повреждаются насекомыми-вредителями посадки дуба летнего с желтой акацией и вишней-маголебкой.

3. В местах морозобойности на Криворожье формируется энтомофауна особого типа. В результате приспособления к жизни в условиях резких суточных колебаний температуры и влажности здесь встречаются насекомые с более укрытыми от воздействия погодных факторов стадиями развития и с растянутым периодом развития отдельных стадий (чаще всего стадии личинки и куколки).

Литература

Вайнштейн Б. А., 1949. Энтомофауна вредителей листьев дуба в полезащитных насаждениях Юга УССР и ее зависимость от лесоэкологических факторов, Зоол журн., т. XXVIII, вып. 6.

Медведев С. И., 1950. Распределение некоторых элементов энтомофауны в степной зоне УССР, II Экол. конференция, тез. докл., Киев.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

О ПАРАЗИТИЧЕСКОМ РОДЕ RADOSZKOWSKIANA (HYMENOPTERA, MEGACHILIDAE) И ЕГО ПРОИСХОЖДЕНИИ

В. В. ПОПОВ

Зоологический институт АН СССР

В 1893 г. Радошковским был очень кратко и несовершенно описан новый род пчел — Paracoelioxys Rad., по его представлению, переходный между родами Coelioxys и Dioxys (O. Radoszkowski, 1893). В род были включены два вида: кратко и несовершенно описанный туркменский P. barrei Rad. (тип которого неизвестен) и описанный ранее египетский вид Coelioxys rufiventris M. Spin., резкие отличия которого от типичных целиоксид были отмечены еще самим Спинола (M. Spinola, 1893).

Название рода, установленного Радошковским, оказалось преоккупированным Грибодо (G. Gribodo, 1884), а сам род был ошибочно идентифицирован с родом Liothyrapis Ckll. (J. D. Alfken, 1934; G. A. Sandhouse, 1943) и остался не названным, хотя Коккерелл (T. Д. A. Cockerell, 1922), автор рода Liothyrapis, отметил существование несомненных морфологических отличий у рода, установленного Радошковским.

Альфкен (1934) счел египетский вид Megachile gymnopygia M. Spin. за самца Coelioxys rufiventris M. Spin., основываясь, повидимому, лишь на анализе описания Спинолы. Синонимизация эта весьма вероятна, так как в описании были отмечены черты сходства с видами Coelioxys по форме сильнее суженного к концу брюшка; копулятивные органы изучены не были. Самец Paracoelioxys barrei также оставался неизвестным.

Во время изучения фауны пчелиных Средней Азии автору настоящих строк и его сотрудникам удалось добыть несколько новых экземпляров туркменского вида и обнаружить его самца. Это позволило произвести более тщательное изучение вида, включая изучение копулятивных органов самца. Некоторые особенности строения самки и в особенности самца представляют несомненный интерес в связи с общим вопросом о происхождении паразитических групп среди жалоносных перепончатокрылых.

Род Radoszkowskiana Popov, n. n.

Paracoelioxys Radoszkowski, Horae Soc. Ent. Ross., XXVII, 1893 : 53 (nec Paracoelioxys Gribodo, 1884).

Голова равна ширине туловища, едва шире своей длины, округлая, довольно плоская, с плоским наличником. Верхняя губа приблизительно на $^1/_4$ длиннее своей наибольшей ширины, с почти прямым передним краем. Мандибулы довольно короткие, более широкие у самки, у обоих полов трехзубые, без зубца на внутреннем крае. Нижнечелюстные щупики очень короткие, трехчлениковые, основные два — утолщенные, вершинный — тонкий. Наличник широкий, едва выпуклый посредине, с широкоокруглым передним краем. Налобник вдвое короче своей ширины, слабо выпуклый. Лицо с заметным срединным килем лишь близ основания усиков. Усики короткие, доходящие до крыловых крышечек,

12-члениковые у самки, 13-члениковые у самца; жгутик усиков уплощенный. Глаза почти параллельные, широкие, приблизительно в 2,5 раза длиннее своей наибольшей ширины. Виски значительно у́же ширины глаз, у самца — равной ширины на всем протяжении, у самки — заметно сужающиеся к темени. Глазки крупные, расположенные тупоугольным треугольником; расстояние боковых глазков от среднего равно приблизительно их диаметру и от края темени — у самки двум их диаметрам и у самца более чем трем. Плечевые бугры переднеспинки довольно большие, продольно пластинчаторебристые, заметно длиннее крыловых крышечек, изогнутые, почти не отделенные от остальных частей переднеспинки продольной бороздой по середине; задний край переднеспинки широко, почти угловато выемчатый. Среднеспинка слабо выпуклая; парапсиды линейные, короткие, слабо заметные. Щитик хорошо развитый, плоский, широкоокруглый, боковые лопасти (аксиллы) угловатоокруглые, выдающиеся. Преэпистернальный и скробальный швы слабо выражены. Заднеспинка короткая, вертикальная. Срединный сегмент с неясно выраженной небольшой полугоризонтальной зоной, неотграниченной от вертикальной части; срединное поле ограниченное. Птеростигма (рис. 1, *1*) довольно широкая, втрое длиннее престигмы; радиальная ячейка ($2R_1$) прямая, заметно отходящая от края крыла и заметно сужающаяся на вершине, вчетверо длиннее своей наибольшей ширины; только R_1 и R_2 равны друг другу; 1 m-cu и 2 m-cu впадают в R_2 на равном расстоянии от краев; югальная область задних крыльев узкая, длинная, ваннальная большая, хорошо развитая. Вертикальная часть тергита 1-го сильно и широко вогнутая, со срединной бороздой, резко килевато отграниченная от горизонтальной части. Брюшко самки (рис. 1, *2* и *3*) — сильно суживающееся к концу, тергиты, за исключением 1 и 2-го, длиннее своей ширины, что обусловлено постоянной привычкой самки (по крайней мере, в период яйцекладки) держать брюшко сильно растянутым, благодаря чему его длина почти вдвое превышает длину сложенных крыльев; в нормальном положении брюшко едва выдается за вершину сложенных крыльев. Тергит 2-й — вдавленный при основании. Тергит 6-й — широкий и прямой на вершине, едва выемчатый посредине; стернит 6-й заметно длиннее тергита, также прямой и широкий на едва выемчатой вершине. Брюшко самца (рис. 1, *4*) — слабо суживающееся к концу, короткое, нормальное; тергиты почти втрое шире своей длины, тергиты 2 и 3-й вдавленные при основании, тергит 6-й почти вертикальный, с поперечным рядом небольших неправильных зубчиков и небольшой срединной выемкой по краю перед небольшой нижней плоскостью тергита: тергит 7-й (рис. 2, *5*) — едва выдающийся, с прямым задним краем; стернит 5-й (рис. 2, *6*) сильно и широко выемчатый посредине; стернит 6-й с сильными базальными лопастями и большой, довольно

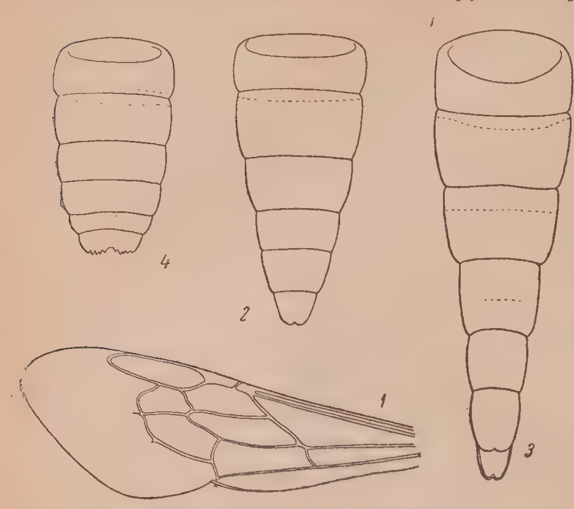


Рис. 1. Radoszkowskiana barrei (Rad.)

1 — переднее крыло, *2* — брюшко самки в нормальном положении, *3* — брюшко самки в вытянутом положении, *4* — брюшко самца

широкой язычковидной срединной вершинной лопастью; стернит 7-й (рис. 2, 7), сильно редуцированный, представлен двумя небольшими неправильными боковыми склеритами; стернит 8-й (рис. 2, 7) неправильно ромбовидный, слегка притупленный базально. Гонобаза копулятивного органа самца (рис. 2, *8* и *9*) — широкая дорсально, равна длине основания гонококситов, сильно сужена вентрально; гонококситы довольно короткие, округлые, уплощенные; гоностили слитые с гонококситами, довольно длинные, слабо расширенные на заостренной вершине, несущие перед вершиной с внутренней стороны пучок довольно коротких волосков; волселли развитые в виде продолговатой пластинки, слегка оттянутой кнаружи на вершине и не дифференцированной полностью от гонококситов при основании; сагитты узкие и длинные, почти прямые и округлые на слабо расширенной вершине; пенис простой. Тазики ног сильно расширенные, бедра расширенные, снизу ребристые на всем протяжении; задние голени расширенные на вершине, с двумя заметными вершинными зубцами, первый членик задних лапок не сильно расширенный; коготки простые, длинные, у самца на задних ногах двузубые на вершине; аролии не развиты.

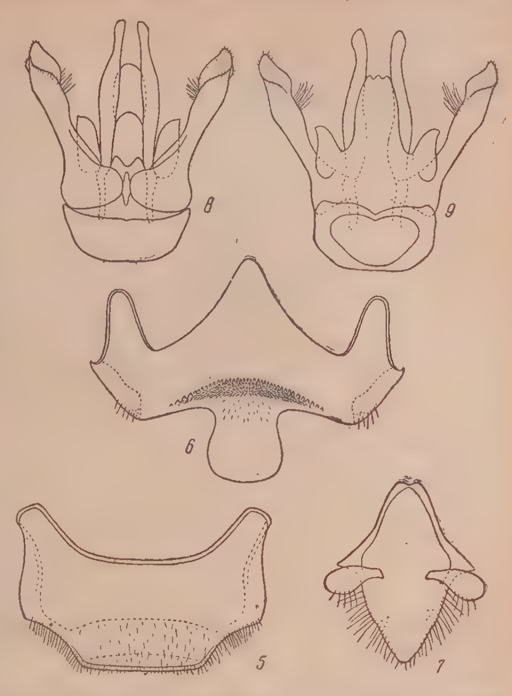


Рис. 2. Radoszkowskiana barrei (Rad.), самец

5—тергит 7-й, *6*—стернит 5-й, *7* — стерниты 6-й и 7-й, *8*— копулятивный орган, дорсально, *9* — копулятивный орган вентрально.

Тип рода: Paracoelioxys barrei Radoszkowski, 1893.

Род Radoszkowskiana, n. n. отличается от остальных паразитических родов трибы Megachilini рядом весьма существенных признаков. Таковы формы щитика, радиальной ячейки, форма брюшка самца и самки, строение копулятивных органов и прилежащих к ним стернитов самца. Не менее существенными — и с эволюционной точки зрения весьма примечательными — являются особенности полового диморфизма. Самец по внешним признакам близок, а по строению копулятивных органов и прилегающим к ним стернитам идентичен с самцами рода Megachile; самка по внешним признакам наиболее близка к роду Liothyrapis, резко отличаясь, однако, по форме щитика, радиальной ячейки, строению брюшка. Палеарктические паразитические роды трибы Megachilini могут быть различены по следующей определительной таблице.

1 (2). Вершина сегмента VI самки прямо обрезанная, широкая, не вытянутая в острую вершину, без продольного киля на тергите; вершина 6-го тергита самца широкоокруглая, несущая по краю ряд небольших плоских зубчиков; щитик без боковых зубцов, угловатоокруглый, не нависающий над заднеспинкой, боковые зубцы округлые или едва угловатые; промежуточный сегмент с ясной горизонтальной зоной; брюшко самки нормально сильно вытянуто и выдается значительно за вершину сложенных крыльев . . . . **Radoszkowskiana** Popov, n. n.

2(1). Вершина сегмента VI самки или только его тергита острая, иногда сильно вытянутая, с продольным килем на тергите; вершина 6-го тергита самца несет несколько крупных, длинных, расположенных в два или три ряда зубцов; щитик с длинными острыми боковыми зубцами, обычно нависающий сверху над заднеспинкой; промежуточный сегмент с едва заметной горизонтальной зоной; брюшко нормально короткое, почти не выдающееся за вершину сложенных крыльев.

3(4). Глаза в коротких густых волосках; если волоски у самки очень слабо заметны, то сегмент VI вытянут в длинную острую вершину. Тергит 6-й самки без отстоящих щетинок перед вершиной; срединный киль не вытянут в острый шип, выдающийся за конец тергита 6-го. Виски снизу близ выемки для хоботка, обычно с блестящими овальными непунктированными и лишенными волосков площадками. Гоностили самца прямые, узкие, не расширенные дорсо-вентрально и не суженные при основании . . . **Coelioxys** Latr.

4(3). Глаза голые, без волосков. Тергит 6-й самки с длинными отстоящими щетинками перед вершиной; срединный киль вытянут в длинный острый шип, выдающийся за конец тергита 6-го. Виски снизу близ выемки для хоботка без блестящей непунктированной площадки, густо волосистые. Гоностили самца прямые, узкие, овально расширенные дорсо-вентрально и суженные при основании . . . . **Liothyrapis** Ckll.

Radoszkowskiana barrei (Rad.)

Paracoelioxys barrei Radoszkowski, Horae Soc. Ent. Ross., XXVII, 1893: 53—54, ♀.
Paracoelioxys rufiventris nursei Cockerell, Ann. Mag. Nat. Hist., (9), 9, 1922: 356,♀ (syn. nov.).

♀. Длина — 9—12 мм, при обычно вытянутом брюшке — до 15 мм. Рукоять усиков прямая, довольно толстая, вчетверо длиннее своей наибольшей ширины на вершине; жгутик заметно уплощенный; первый членик почти равной ширины и длины, второй более чем в полтора раза шире своей длины, все последующие, за исключением последнего, едва длиннее своей ширины, последний в полтора раза длиннее своей ширины. Голова имеет ясные кили вдоль висков и углубления для ротовых органов. Тергиты брюшка равномерно плоские, без вдавления вершинных частей. Тергиты 1—3-й значительно шире своей длины, тергиты 4 и 5-й в вытянутом состоянии обычно едва длиннее своей ширины, 6-й почти равной ширины и длины. Стерниты с прямыми краями; стернит 6-й значительно выдается за конец тергита 6-го. Первый членик задней лапки вчетверо длиннее своей ширины; второй-четвертый членики почти вдвое длиннее своей наибольшей ширины на вершине и пятый — вчетверо длиннее.

Матовая, грубо и густо пунктированная; брюшко блестящее, в более редкой пунктировке. Верхняя губа блестящая, в неясных и редких точках. Наличник неясно поперечно-морщинистый, с неясным и неполным продольным килем посередине. Голова и туловище в крупной и грубой неправильно-ячеистой пунктировке; пунктировка среднеспинки заметно крупнее пунктировки темени. Срединное поле срединного сегмента продольно ребристо-ячеистое при основании и довольно нежно пунктированное в остальной части. Пунктировка тергита 1-го почти ячеистая, довольно грубая; пунктировка тергита 2-го почти ячеистая, крупнее, в вершинной половине промежутки между точками достигают 0,5—1 их диаметра; пунктировка тергита 3-го несколько неправильно разбросанная, промежутки между точками равны 0,5—2 их диаметрам; пунктировка тергитов 4—6-го в основных нежно шагренированных половинах очень нежная, равномерная, промежутки между точками равны нескольким их диаметрам, пунктировка вершинных половин неправильная, неравномерная

и на тергите 6-м очень грубая, промежутки между точками колеблются до трети — нескольких диаметров точек, а на тергите 6-м пунктировка ячеистая. Стерниты 1—3-й в грубой, почти ячеистой пунктировке, стерниты 4—6-й в более редкой и нежной, особенно на стернитах 5—6-м, пунктировке.

Светлокрасноватая. Вершины мандибул, голова, за исключением части наличника, и туловище темные, иногда темнокоричневые, так же как частично и жгутик усиков; ребра плечевых бугров, крыловые крышечки и частично жилки крыльев желтовато-красноватые, шпоры светложелтоватые. Крылья прозрачные, слабо затемненные на вершине.

Тело в густых серебристо-белых коротких прилегающих волосках, покрывающих на голове основание мандибул, наличник, лицо и виски, на туловище — переднеспинку, бока и грудь средне- и заднетуловища; волоски заднеспинки и срединного сегмента более длинные, отстоящие, особенно по бокам; тергиты 1—5-й брюшка на боках в густых коротких прилегающих волосках, образующих довольно широкие перевязи на вершинах и узкую перевязь в основании горизонтальной части тергита 1-го; стерниты 1—2-й почти сплошь покрыты подобными же волосками, образующими на вершинах стернитов 3 и 4-го узкие перевязи и покрывающие, кроме того, бока стернита 3-го; тергиты 3—6-й и стерниты 2—6-й в вершинных половинах несут также редкие и довольно короткие, полуотстоящие серебристые волоски. Темя, среднеспинка и щитик в редких, коротких прилегающих золотистых волосках; как исключение, на среднеспинке и щитике они могут быть заменены короткими и широкими чешуйками (Кара-Кала). Ноги снаружи в густых серебристо-белых прилегающих волосках и редких, более длинных полуотстоящих, с внутренней стороны — в еще более длинных, отстоящих серебристых, а на члениках лапок — светлозолотистых волосках.

♂. Длина — 9,5 мм. Подобен самке, но резко отличается строением брюшка. Рукоять усиков прямая, более толстая, более чем втрое длиннее своей наибольшей ширины на вершине; жгутик слабо уплощенный, первый членик шаровидный, едва длиннее своей ширины; 3—11-й членики едва длиннее и 12-й — в полтора раза длиннее своей ширины. Голова имеет ясные кили вдоль висков и углубления для ротовых органов и, кроме того, менее резко выраженный косой киль от внутреннего угла мандибул к заднему краю висков приблизительно на уровне середины глаза. Тергиты брюшка равномерно слабовыпуклые, без сдавленных вершинных частей. Тергиты 1—6-й почти втрое шире своей длины и постепенно суживаются к концу брюшка; тергит 5-й слегка приподнят в виде неправильного поперечного предвершинного киля; тергиты 6 и 7-й — см. рис. 1, *4* и 2, *5*. Копулятивные органы и прилегающие к ним стерниты — см. рис. 2, *6*, *7*, *8* и *9*.

Слабо блестящий, грубо и густо пунктированный. Верхняя губа довольно блестящая, в относительно густых крупных и мелких точках. Наличник неясно и некрупно ячеисто-пунктированный, без продольного киля. Голова и туловище в крупной и грубой пунктировке, точки частично слиты друг с другом, иногда образуют ячеистую скульптуру; местами, как исключение, промежутки между ними равны 0,5—0,75 их диаметра; пунктировка щитика крупнее. Срединное поле срединного сегмента неясно ребристо-ячеистое при основании и нежно пунктированное в остальной части, как и прочие элементы срединного сегмента. Пунктировка тергита 1-го, а также основания тергита 2-го — довольно грубая, почти ячеистая; на тергите 1-м в основании два овальных непунктированных участка; на вершине тергита 4-го и тергитов 3—5-го пунктировка более редкая, неправильная, блестящие промежутки между точками равны от четверти до нескольких их диаметров; пунктировка тергита 6-го грубая, ячеистая, лишь посредине заметен продольный участок с более редкой пунктировкой и неясно выраженной в основании непунктиро-

ванной полосой; нижняя (вершинная) часть тергита матовая, в очень густой, довольно мелкой, неправильной ячеистой пунктировке. Стерниты равномерно шагренированные, почти матовые, в редких разбросанных точках в вершинных половинах.

Темный, брюшко частично темнокрасноватое. Верхняя губа, ротовые органы, усики и ноги красноватые, мандибулы (исключая вершину) и членики лапок светлокрасноватые; ребра плечевых бугров, крыловые крышечки и частично жилки крыльев желтовато-красноватые; шпоры светложелтоватые. Крылья прозрачные, слабо затемненные на вершине.

Тело в густых серебристо-белых, довольно длинных волосках, покрывающих все лицо, виски, все туловище (исключая среднеспинку и щитик), наружную сторону бедер и голеней, все стерниты брюшка и образующих, повидимому (экземпляр плохой сохранности), вершинные ресницы на тергитах 1—5-м и при основании на боках тергитов 1—6-го. Темя, среднеспинка и щитик в редких и коротких светлых волосках; на среднеспинке по бокам более густые серебристо-белые волоски. Первый членик задней лапки с внутренней стороны в светлозолотистых волосках.

Кратко описанный вид Radoszkowskiana gymnopygia отличается от R. barrei более крупными размерами тела, черными усиками, туловищем и ногами, а также деталями волосяного покрова; более глубокие отличия и истинные систематические отношения неизвестны.

Самка R. barrei была описана по экземпляру из Серакса (Туркмения), самец описывается по экземпляру из Сталинабада (Таджикистан), взятому 28.VII 1943 на цветах Alhagi kirghisorum (В. Попов). Вид был известен также из Дизы в Синде, в северо-западной Индии (T. D. A. Cockerell, 1922).

Новые материалы: Туркмения: Кара-Кала, 8.VII 1952, на цветах Alhagi kirghisorum, 1 ♀ (А. Пономарева); пос. Комаровский близ Кушки, 24.VI 1928, 1 ♀ (В. Гуссаковский). Узбекистан: окрестности Джумы близ Самарканда, 20.VI 1935, на цветах Tamarix sp., 1 ♀ (В. Попов), 22.VI 1937, на цветах Melilotus albus, 1 ♀ (В. Попов), 1.VII 1937, на цветах Melilotus albus, 1 ♀ (В. Рудольф), 20.VII 1937, на цветах Alhagi kirghisorum, 1 ♀ (В. Попов), 24.VII 1937, на цветах Alhagi kirghisorum, 1 ♀ (А. Флягина). Таджикистан: Сталинабад, 29.VI 1943, на цветах Psoralea drupacea, 1 ♀ (К. Ромадина), 29.VI 1944, 1 ♀ (А. Штакельберг) и на цветах Alhagi kirghisorum, 1 ♀ (К. Ромадина), 5.VII 1948, на цветах Alhagi kirghisorum, 1 ♀ (В. Попов). Казахстан: Тартугай, 3—15.VI 1928, 1 ♀ (А. Шестаков). Иран: Таза-Кожд, Унбют Мугань, 16.VII 1927, 1 ♀ (О. Бочарников).

Эти материалы позволяют предполагать, что вид достаточно широко распространен в Средней Азии и приурочен преимущественно к открытому равнинному или холмистому ландшафту, к лёссовидным почвам, к эфемерной или эфемерно-солянковой пустыне и к зоне оазисов. Вид посещает главным образом цветы бобовых, особенно цветы верблюжьей колючки.

В окрестностях Джумы близ Самарканда вид отмечался в небольшом сае с заметно выраженным микрорельефом, где основу травянистого покрова составляли такие характерные злаки, как Phleum paniculatum, Cynodon dactylon, Poa bulbosa v. vivipara, виды Bromus и Agropyrum, густо поросшие верблюжьей колючкой; Radoszkowskiana barrei (Rad.) отмечался также в черте поселка на зарослях белого донника. В Сталинабаде вид попадался на территории ботанического сада по верхнему склону береговой террасы долины р. Дюшамбе среди зарослей верблюжьей колючки и реже — среди разбросанных, иногда единичных кустов псоралеи, единичных растений Verbena officinalis, Centaurea iberica и др., где основу растительного покрова составляли злаки Phleum, Cynodon dactylon, Poa, Bromus, Aegilops и др.

В Средней Азии R. barrei принадлежит к числу редких насекомых.

Во время многолетних исследований фауны пчелиных Средней Азии в различных ее частях автором и его сотрудниками было собрано свыше 50 000 пчелиных и изучено их распределение по цветковой растительности; было найдено всего 8 ♀ и 1 ♂ этого вида, перечисленных ранее и составляющих 0,02% общего числа пчелиных. Даже на верблюжьей колючке в Джуме, где было собрано 1793 экз. пчелиных, R. barrei составлял только 0,11% общего числа ее опылителей, а в Сталинабаде, где на верблюжьей колючке было собрано 1867 пчелиных — 0,16%; подобные же доли процента составлял этот вид среди опылителей других посещаемых им цветковых растений.

Как показали наблюдения в Джуме и в Сталинабаде, начало лёта R. barrei точно совпадает с началом цветения верблюжьей колючки. Единственный самец был также найден на верблюжьей колючке. Все это заставляет считать верблюжью колючку основным кормовым растением этого вида.

Лётный период R. barrei в Средней Азии растянут, так же как и период цветения его основного кормового растения, от середины или конца июня до начала августа. В северо-западной Индии вид отмечен в марте. Развивается только одно поколение в году.

Нет сомнения, что, подобно остальным паразитическим видам трибы Megachilini виды Radoszkowskiana паразитируют в гнездах Megachile и притом у видов, гнездящихся в земле. Одна из найденных самок R. barrei сильно запачкана комочками лёсса в области среднеспинки и щитика, что подтверждает ее паразитизм у подземно гнездящихся хозяев.

Одновременно с R. barrei на верблюжьей колючке наблюдался сильный лёт ряда видов Megachile и Archimegachile. Можно предполагать, что одним из хозяев паразита может быть Archimegachile schnabli Rad., если судить по совместному и синхронному лёту этих видов, а также, возможно, ряд видов подрода Eutricharaea. Изменчивость самок R. barrei достаточно велика, чтобы предполагать существование ряда видов хозяев. Непосредственные родственные связи паразита с его предполагаемыми хозяевами морфологически не могут быть доказаны.

Паразитизм самки R. barrei становится ясным после первого же взгляда на нее: общий облик пчелы, ее вытянутое брюшко и десятки других характерных признаков неопровержимо свидетельствуют об этом. Наоборот, только внимательно присмотревшись к самцу, с трудом начинаешь понимать, что видишь представителя паразитического рода. Лишь характерная грубая пунктировка среднеспинки и щитика, округлоугловатые очертания его боковых лопастей, короткое и местами редкое опушение — признаки общие для обоих полов — подтверждают принадлежность к паразитическому роду, тем более трудно установимую, что у некоторых пустынных, короткоопушенных мегахилид пунктировка почти лишенных опушения среднеспинки и щитика также очень груба.

Ряд общих для самца и самки признаков (несмотря на резкие отличия в строении затылочной части головы и резкий половой диморфизм), включая характер и детали пунктировки, общность стации обитания, нахождения обоих полов в одной точке Сталинабадского ботанического сада, совпадение времени лёта и т. д., заставляет рассматривать самца и самку как представителей одного вида. Серьезным доводом в пользу такого соединения является также сходство самца среднеазиатского вида с самцом египетского R. gymnopygia (M. Spin.) и, следовательно, та же степень полового диморфизма.

Наиболее удивительной особенностью самца R. barrei является строение копулятивного органа и прилегающих к нему стернитов, не отличимых от таковых у Megachile, как то следует хотя бы из рисунков Митчела (T. B. Mitchell, 1933—1937), неопровержимо свидетельствующее, наряду со многими другими признаками, о непосредственном происхождении предка паразита от одного из видов этого рода.

Непосредственные или близкородственные связи между паразитическим родом пчелиного и его первоначальным хозяином обычны для пчелиных и составляют характерную особенность их эволюции (W. M. Wheeler, 1919; O. W. Richards, 1927; E. Grütte, 1935; Попов, 1945), так же как и эволюции складчатокрылых и дорожных ос, муравьев и, возможно, ряда других групп перепончатокрылых (W. M. Wheeler, 1919; Арнольди, 1933; Попов, 1948). Несомненны и близкородственные отношения между родами Coelioxys и Megachile. Однако вопрос о непосредственном происхождении этого паразитического рода от его современных хозяев, который раньше (в том числе и E. Grütte, 1935) рассматривался как бесспорный, в настоящее время может быть решен только в том смысле, что паразит является дериватом вымершего предкового рода его современных хозяев (T. D. A. Cockerell, 1930), несмотря на всю несомненную древность паразитического рода. Об этом говорят, например, слишком серьезные различия в копулятивных органах и прилегающих к нему стернитах самца (форма гонобазы и степень ее редукции, форма гоностилей, стернитов 7 и 8-го и др.). Несколько иначе должен быть решен вопрос о родственных связях рода Liothyrapis и его современных хозяевах — Archimegachile. Подобно тому как Archimegachile можно рассматривать как особую ветвь Megachile (s. l.), так и Liothyrapis, возможно, следует рассматривать как особую ветвь Coelioxys.

Таким образом, сначала предки рода Megachile продуцировали паразитических Coelioxys; позже последние дали особый род Liothyrapis, паразитирующий на Archimegachile — дериватах Megachile и, наконец, еще значительно позднее Megachile продуцировали род Radoszkowskiana, паразитирующий, вероятно, на своем предке. Разновременное происхождение паразитических мегахилин в известной мере подтверждается их географическим распространением. Ареал Coelioxys, как и рода Megachile, охватывает все пять материков; однако Миченер (C. D. Michener, 1944) полагает, что мегахилины, связанные в своем гнездовании с деревом, могли быть занесены в Австралию позднее, что несколько противоречит мнению Коккерелла (1930). Ареал Liothyrapis, как и Archimegachile (но не охватывая ареал последнего в целом), ограничен Средиземноморской и Среднеазиатской подобластями Палеарктики и Эфиопской областью, а ареал Radoszkowskiana, насколько известно в настоящее время, ограничен пространством от Египта до Индии и к северу до Центрального Казахстана, далеко не охватывая даже палеарктической части ареала Megachile.

Причины, вызывающие появление паразитических форм у непаразитических родов жалоносных перепончатокрылых, действуют постоянно. Появление паразитического рода как деривата рода Megachile не может рассматриваться как нечто исключительное. В этом отношении интересен поистине классический пример с паразитическими дериватами муравьев рода Myrmica: все пять сожительствующих с ним паразитических форм (две из которых принадлежат к самому роду Myrmica, а три являются представителями особых родов) связаны генетически со своими хозяевами и все возникли независимо и, следовательно, разновременно (Арнольди, 1933).

Непосредственные родственные отношения между шмелями (Bombus) и шмелями-кукушками (Psithyrus) ни у кого не вызывают сомнения. Существует даже крайний взгляд, не подтвержденный особенностями строения каждой пары, что каждый вид шмеля-кукушки произошел независимо от предков своих хозяев (O. W. Richards, 1927). Несмотря на то, что обособление рода Psithyrus восходит к третичному времени, известны случаи факультативного паразитизма шмелей в гнездах шмелей же. Так, описаны случаи факультативного паразитизма Bombus terrestris L. в гнездах B. lucorum L. (F. W. L. Sladen, 1899), B. muscorum L. — в гнездах своего вида и более частые случаи паразитирования B. equestris F.

в гнездах других видов подрода Agrobombus (Мельниченко, Дмитриева, Филимонова и Чернина, 1949; Вовейков, 1953). Особенно интересные материалы были сообщены Л. М. Купчиковой из Коми АССР, где в крайних условиях существования паразитизм B. equestris проявился особенно наглядно. По Г. С. Вовейкову (1953), этот вид шмеля «особенно отличается своей способностью овладевать гнездами других видов» (стр. 178). Г. С. Вовейков рассматривает это не как начальное проявление паразитизма, а как смену самок — нормальную или ненормальную — и причину последней видит в конкуренции за место. Приводимые им факты касаются ряда видов, преимущественно подрода Agrobombus. Независимо от явления нормальной смены самок, по автору — «сравнительно редкой» в природе, пример с B. equestris особенно интересен по ряду причин. Во-первых, потому, что наблюдения, принадлежащие нескольким авторам, производились в разные годы и в разных точках ареала вида; во-вторых, потому, что ареал его, подобно ареалу видов Myrmica, огромен (вся северная и средняя части Палеарктики от Атлантического океана до Южной Сибири) и вид принадлежит к числу обычных и процветающих; в-третьих, потому, что хотя переход к факультативному паразитизму наблюдается почти постоянно, распространен на значительной территории и имеет, следовательно, длительный характер, эти паразитические привычки не нашли еще отражения в особенностях строения самок шмелей.

Несомненно также, что процесс видового и родового обособления Radoszkowskiana как результат становления его паразитизма был также длительным, а крайняя редкость паразита в настоящий период свидетельствует о его не вполне полноценных результатах.

С этой точки зрения заслуживает быть еще раз особо отмеченной резкая разница в темпах дивергенции обоих полов. Самка эволюционировала так сильно, что по внешним признакам едва может быть непосредственно сближена со своим хозяином; во всяком случае ставить вопрос о ее непосредственном сближении с Megachile, не зная ее самца, было бы невозможно. Самец, наоборот, очень близок по внешним признакам к хозяину, и, как уж отмечалось, неотличим от него по строению копулятивных органов и прилегающим к ним стернитов, что хорошо подчеркивает относительную быстроту эволюции самки и степень ее морфологической перестройки.

Можно сделать вывод о том, что в некоторых случаях процесс видового и родового обособления паразита от его предка-хозяина не затрагивает строения копулятивных органов и физиологическая изоляция дивергирующего паразита осуществляется иным образом. Среди пчелиных подобные случаи не отмечались. У паразитических муравьев копулятивные органы не исследовались, и, с этой точки зрения, паразитические дериваты рода Myrmica заслуживают специального изучения.

Следует особо отметить также способность самки держать брюшко вытянутым, а сегменты растянутыми так сильно, что они почти не налегают друг на друга. Это значительно затрудняет и замедляет полет насекомого. Интересно, что внутренние части тергитов, обычно скрытые под предыдущим тергитом, также имеют нормальную, хотя и более слабую пунктировку. У пчелиных обычна значительная разница в структуре открытых и скрытых частей тергитов, и их сходство у Radoszkowskiana свидетельствует о почти постоянном растяжении брюшка как видовом признаке. Несомненно, что это растяжение брюшка определяется паразитизмом самки, условиями откладки яиц в гнезда хозяев и, возможно, также ее повышенной плодовитостью.

Если при значительном вытягивании концевых сегментов брюшка самки у некоторых Coelioxys, Paradioxys и других паразитических пчелиных копулятивные органы самца также вытягиваются, то у Radoszkowskiana этого не наблюдается. В известной мере эволюция этого рода пошла по пути эволюции наездников тропического семейства пелеценид

(Pelecenidae), которые характеризуются коротким яйцекладом и сильно вытянутым брюшком у самки (что связано с особенностями паразитизма на жуках, живущих в деревьях), а у самца — нормальным брюшком и нормальными, невытянутыми копулятивными органами. Весьма вероятно, что в обоих случаях эти особенности в известной мере определяют значительную редкость представителей обеих групп.

Литература

Арнольди К. В., 1933. Об одном новом роде муравьев в связи с происхождением родовых признаков муравьев-паразитов, Энтомол. обозр., XXV, 1—2.

Вовейков Г. В., 1953. Естественная смена самок в семьях шмелей (Hymenoptera, Bombidae), Энтомол. обозр., XXXIII.

Мельниченко А. Н., Дмитриева В. Н., Филимонова Э. А. и Чернина Т. Н., 1949. О случаях факультативного паразитизма шмелиных маток, Уч. зап. Горьковск. гос. ун-та, 14.

Попов В. В., 1945. Паразитизм пчелиных, его особенности и эволюция, Журн. общ. биол., VI, 3.— 1948. Внутривидовой и внутриродовой паразитизм и эволюция перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera), ДАН СССР, т. LX, № 4.

Alfken J. D., 1934. Beitrag zur Kenntnis der Coelioxys-Arten von Aegypten, Bull. Soc. Ent. Egypte, 1—2.

Cockerell T. D. A., 1922. Descriptions and records of bees, XCIII, Ann. Mag. Nat. Hist., (9), 9.— 1930. The bees of Australia, Austral. Zool., VI, III.

Gribodo G., 1884. Sopra alcune specie nuovi poco conoscinte di Imenotteri Anthophili. Bull. Soc. Ent. Ital., XVI.

Grütte E., 1935. Zur Abstammung der Kuckucksbienen (Hymenoptera, Apidae), Arch. f. Naturg., N. F., 4, 4.

Michener C. D., 1944. Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera), Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 82, 6.

Mitchell T. B., 1933—1937. A revision of the genus Megachile of Nearctic region. Trans. Amer. Ent. Soc., LIX, 4, 1933; LXI, 1, 1935; LXI, 3, 1935; LXII, 2, 1936; LXII, 4, 1936; LXIII, 1, 1937; LXIII, 2, 1937; LXIII, 4, 1937.

Radoszkowski O., 1893. Faune hyménoptèrologique Transcaspienne, Horae Soc. Ent. Ros., XXVII.

Richards O. W., 1927. The specific characters of the British humblebees (Hymenoptera), Trans. Ent. Soc., London.

Sandhouse G. A., 1943. The type species of the genera and subgenera of bees, Proceed. U. S. Nat. Mus., 92.

Sladen F. W. L., 1899. Bombi in captivity and habits of Psithyrus, Ent. Mon. Mag., XXXV.

Spinola M., 1838. Compte rendu de Hyménoptères recueillis par M. Fischer pendant son voyage en Egypte, et communiqués par M. le docteur Waltl à Maximilien Spinola. Ann. Soc. Ent. France, VII.

Wheeler W. M., 1919. The parasitic Aculeata, a study of evolution, Proceed. Amer. Philos. Soc., 58.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

НОВЫЙ ВИД ПЯДЕНИЦЫ РОДА ASPILATES ИЗ ЦЕНТРАЛЬНОЙ И ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ (ASPILATES SIBIRICA DJAKONOV, SP. N.)

А. М. ДЬЯКОНОВ

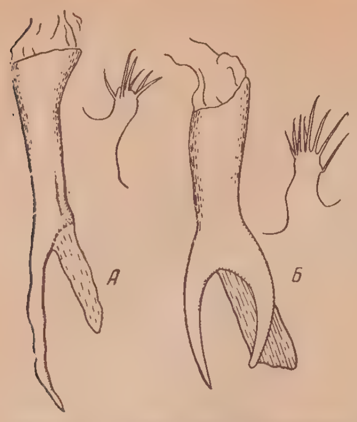
Зоологический институт АН СССР

Описываемый вид довольно близок к Aspilates insignis Alph., особенно по внешнему виду, но резко отличается от него строением мужского совокупительного органа.

Размеры варьируют, но в среднем вид немного крупнее, чем A. insignis Alph. Однако попадаются экземпляры, особенно среди самок, которые по размерам не превышают A. insignis Alph. Передние крылья довольно широкие — шире, чем у A. gilvaria F., задние же вытянуты заметно сильнее, чем у близких видов. Цвет крыльев тоже довольно изменчив. В большинстве случаев передние крылья можно назвать дымчато-серыми благодаря довольно темному опылению, но цвет может изменяться до беловатого разных оттенков (почти как у A. insignis Alph.). Задние крылья всегда несколько светлее (опылены слабее). На передних крыльях всегда хорошо заметна более или менее ясная косая поперечная темная полоска, как у A. gilvaria F. или A. insignis Alph. Но обычно эта полоса довольно широкая — шире, чем у близких видов, и снаружи имеет темнобурую окраску. Это опыление, постепенно ослабевая, тянется до наружного края крыла, придавая всей этой части более темный тон, чем у всей проксимальной части крыла. Упомянутая косая полоса начинается перед вершиной крыла и с проксимальной стороны сопровождается просветленной, обычно даже беловатой, но неясно очерченной полоской, не у всех экземпляров хорошо заметной. Срединное пятно обычно слабое, хотя иногда выступает ясно. Перед бахромой тонкая темная краевая полоска. Задние крылья окрашены в общем, как передние, имея подобную же косую поперечную полосу; но, как сказано, все крыло заметно светлее переднего. Снизу на всех крыльях гораздо резче проступают довольно ярко окрашенные желтовато-бурые поперечные полосы и срединные пятна, напоминая таковые у A. insignis Alph. Надо заметить, что интенсивность окраски нижней стороны крыльев сильно варьирует. Самки вообще светлее, более желтоватого тона и отличаются более узкими, более заостренными крыльями. Поперечные полосы у самок часто более яркие, чем у самцов.

Весьма существенное отличие от A. insignis Alph. наблюдается в строении мужского совокупительного органа, что ясно указывает на видовую самостоятельность A. sibirica. В то время как у A. insignis Alph. на каудальном конце penis имеется один непарный длинный рогообразный хитиновый отросток с мелким шипиком перед вершиной, который длиннее собственно penis (рис. *А*), у A. sibirica имеются два почти симметричных роговидных отростка (рис. *Б*), которые несколько короче, чем отросток у A. insignis Alph. и почти равны по длине самому penis. Кроме того,

на этом же конце penis у обоих видов имеется менее хитинизованный, более мягкий вырост. В остальном строение копулятивного аппарата A. sibirica очень близко таковому A. insignis Alph. (но отлично от A. gilvaria F.).



Penis и дорсальный отросток вальвы у A. insignis (А) и у A. sibirica, sp. n. (Б)

Для обоих видов (и для A. gilvaria) характерно полное отсутствие ункуса, но зато наблюдается сильное развитие скафиума, подпирающего анальный сосочек. Дорсальные отростки вальвы у обоих видов довольно широкие со многими (до восьми) щетинками: у A. insignis Alph. их в среднем несколько меньше. В строении усиков, ног и т. д. заметных отличий не наблюдается.

Описываемый вид широко распространен в Центральной и Восточной Сибири. Известен на севере у берегов Лены (также Вилюя и Витима); довольно обычен к югу от Байкала (Култук); найден близ Иркутска, в Забайкалье (хребет Тукурингра, с берегов Зеи), на восток вплоть до Покровской на Амуре; наконец, несколько экземпляров поймано на Большом Шантарском острове (Охотское море). Вид собран в июне.

Как сказано, вид близок A. insignis Alph. как по внешнему виду, так и по строению генитального органа самца и систематически стоит дальше от A. gilvaria F. по тем же признакам. Возможна некоторая связь с канадскими видами Aspilates, однако за неимением соответственного материала мы в настоящее время решить этого не можем.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

НОВЫЕ ФОРМЫ ЛИЧИНОК ПОДСЕМЕЙСТВА TENDIPEDINAE ИЗ НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ДНЕПРА

Г. А. ОЛИВАРИ

Институт гидробиологии АН УССР

При обработке проб бентоса, собранных во время гидробиологических работ Института гидробиологии АН УССР на нижнем Днепре (с мая 1950 г. по октябрь 1952 г.), наряду с обычными формами, нами были обнаружены личинки Tendipedidae, по своим признакам отличающиеся от приведенных в литературе описаний (Липина, 1928; Константинов, 1948; Черновский, 1949; Зверева, 1950; Bause, 1914; Krüger, 1938; Lenz, 1938; Gripekoven, 1914).

Считая, что эти личинки еще неизвестны, мы ниже приводим описание некоторых из них, относящихся к подсемейству Tendipedinae.

1. Tanytarsus sernovi, sp. n.

Длина личинки — 8 мм. Сегменты тела удлиненные. Грудные сегменты по бокам, несколько ближе к спинной стороне, несут парные щетинки. Подталкиватели небольшие, укороченные, с сильно изогнутыми, светлокоричневыми по внутреннему краю, гладкими крючками. Анальные папиллы широкие, округлые; длина их лишь немного меньше длины подталкивателей. Голова светлокоричневая. Антенны пятичлениковые (рис. 1, *А*). Соотношение длины члеников антенны 30 : 10 : 5 : 2,5 : 1,25. Антеннальная щетинка доходит до трети длины третьего членика антенны. Боковая щетинка антенны расположена немного выше середины его основного членика. Кольцевой орган расположен у основания базального членика. Лаутерборновы органы противостоящие, очень мелкие, сидят на длинных стебельках, отходящих от проксимальной части второго членика антенны, и доходят до конца жгутика. Премандибула (рис. 1, *Б*) светложелтая, ее дистальный конец рассечен на три неравные по величине лопасти, из которых средняя наибольшая. Мандибула (рис. 1, *В*) состоит из четырех наружных темноокрашенных зубцов и одного светлого, внутреннего. Щетинка под зубцами мандибулы длинная, саблевидная. Центральный зубец субментума (рис. 1, *Г*) трехраздельный, светлый; боковых

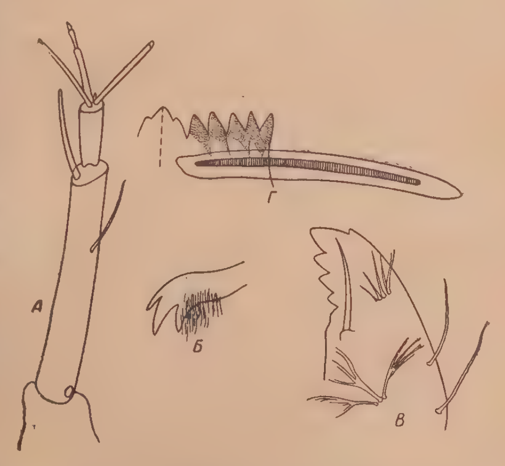


Рис. 1. Tanytarsus sernovi, sp. n.
А — антенна, *Б* — премандибула, *В* — мандибула, *Г* — субментум

зубцов пять пар; они темноокрашенные, сильно заостренные и все почти одной величины. Пластинки субментума очень узкие и длинные, с относительно небольшим полем штриховки. Массовая форма в лимане Солонцы. S — 3,8‰ по Cl[1]. Грунт — ил. 18.X 1952 г.

2. Tanytarsus borysthenicus, sp. n.

Личинка по своему строению весьма близка к личинкам Tanytarsus из группы mancus. Ее длина достигает 4—5 мм. Ширина сегментов брюшка несколько меньше их длины. Голова значительно у́же грудных сегментов, прямоугольная. Вырез головы полукруглый. Передние ложные ножки хорошо развиты. Подталкиватели небольшие, с нежными крючками. Анальные папиллы чуть короче подталкивателей. Антенны (рис. 2, *А*) сидят на небольших цоколях. Соотношение длины члеников антенны 21 : 5 : 3 : 2,4 : 1,4. Длина лаутерборнова органа с подставками равна длине третьего членика антенны. Щетинка антенны — на половине длины основного членика. Дистальный конец базального членика антенны несет двураздельную антеннальную щетинку. Дистальный конец второго членика жгутика также имеет добавочную длинную щетинку. Кольцевой орган у самого основания базального членика.

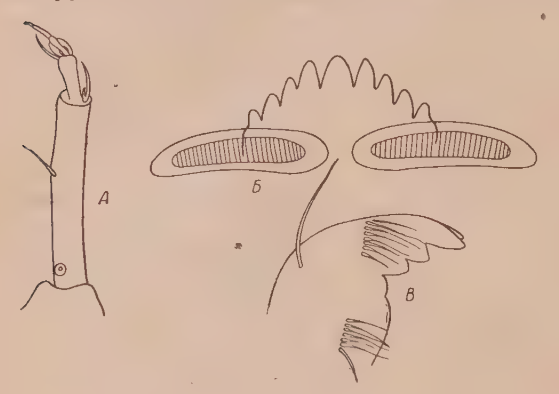


Рис. 2. Tanytarsus borysthenicus, sp. n.
А — антенна, *Б* — мандибула, *В* — субментум

Мандибула (рис. 2, *Б*) с тремя внешними коричневыми зубцами. Средний зубец субментума (рис. 2, *В*) светлый; хорошо выраженных боковых зубцов четыре, последний имеет с внешней стороны уступ — как бы недоразвитый пятый зубец. Пластинки субментума относительно широкие, внутренними углами почти соприкасаются друг с другом.

Кардашинский лиман. Грунт — заиленный песок. Среди зарослей Vallisneria. Описание дано по 3 экз.

3. Cryptochironomus schewlagini, sp. n.

Личинка крупная, длина — 10 мм. Подталкиватели сильные. Анальные папиллы вдвое короче подталкивателей, конической формы. Кисточки на небольших бледных подставках. Последние брюшные сегменты заметно длиннее грудных и первых брюшных сегментов. Антенна состоит из пяти члеников. Антеннальная щетинка отходит от дистального края основного членика и доходит до конца пятого членика усика (рис. 3, *А*). Мандибула темнокоричневая, с тремя внешними зубцами; концевой зубец в два раза длиннее второго, третий и второй зубцы по величине почти равны (рис. 3, *Б*). Субментум (рис. *В*) широкий, с непарным светлым срединным зубцом и шестью парами темнокоричневых боковых зубцов; срединный зубец с четырьмя неглубокими зарубками, значительно выше первых боковых зубцов; четвертый боковой зубец очень маленький, пятый равен третьему, шестой чуть больше четвертого. Пластинки субментума с ясной веерообразной штриховкой и очень темным основанием.

Оз. Красниковое. Грунт — черный ил. 13.X 1952 г. Описание личинки дано по 10 экз.

4. Cryptochironomus markowskyi, sp. n.

Длина личинки — 5 мм. Тело стройное, постепенно суживающееся к заднему концу, первые три-четыре сегмента почти вдвое шире последних сегментов брюшка. Подталкиватели широкие, крючки на них светлоко-

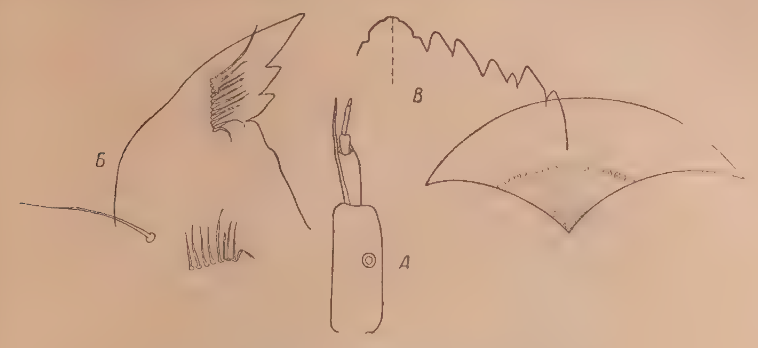


Рис. 3. Cryptochironomus schewlagini, sp. n.
А — антенна, *Б* — мандибула, *В* — субментум

ричневого цвета, по внутреннему краю гладкие. Анальные папиллы пальцеобразные, удлиненные. Антенны пятичлениковые (рис. 4, *А*); антеннальная щетинка расположена на дистальном конце первого членика и доходит до конца четвертого членика антенны. Лаутерборновы органы маленькие, противостоящие, сидят на конце второго членика антенны. Кольцевой орган расположен в конце проксимальной трети основного членика. Мандибула узкая (рис. 4, *Б*), ножевидной формы, без ясно выраженных зубцов, лишь по внутреннему краю имеет две небольшие зарубки. Срединный зубец высокого субментума (рис. 4, *В*) равен ширине первых трех боковых зубцов, на вершине с неглубокой выемкой. Первый боковый зубец по высоте равен срединному. Четвертый зубец маленький и вместе с пятым и шестым образует отдельную группу.



Рис. 4. Cryptochironomus markowskyi, sp. n.
А — антенна, *Б* — мандибула, *В* — субментум

Оз. Белое. Грунт — ил с ракушняком. 19.VII 1952 г. Описание личинки дано по 6 экз.

5. Cryptochironomus shadini, sp. n.

По своему строению личинка весьма похожа на личинок Cryptochironomus из группы anomalus. Ее длина достигает 8 мм; личинка зеленоватого цвета, длина сегментов тела несколько больше ширины. Передние ложные ножки развиты нормально, с большим количеством тонких длинных крючков, похожих на грубые щетинки. Подталкиватели в два раза длиннее своей ширины, крючки светлокоричневые, круто загнутые, по внутреннему краю гладкие. Подставки кисточек небольшие. Анальные папиллы короткие, конические. Голова удлиненная, светлокоричневая, уже грудных сегментов. Антенны (рис. 5, *А*) состоят из четырех члеников.

Антеннальная щетинка доходит до конца третьего членика. Кольцевой орган находится несколько ниже половины длины основного членика.

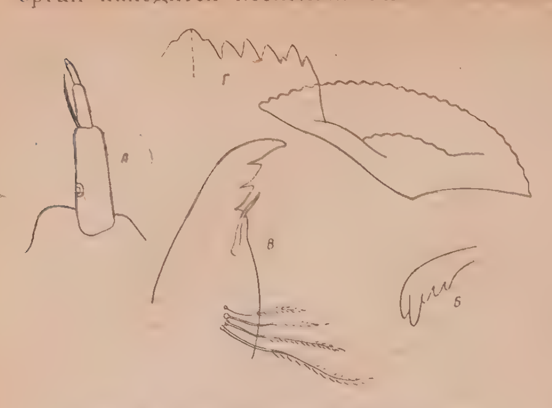


Рис. 5. Cryptochironomus shadini, sp. n.

А — антенна, *Б* — премандибула, *В* — мандибула, *Г* — субментум

Премандибула (рис. 5, *Б*) светложелтая, дистальный конец ее рассечен на две крупные и три мелкие лопасти. Мандибула (рис. 5, *В*) светлокоричневая, с тремя внешними зубцами. Мечевидная щетинка узкая. Дуга субментума пологая (рис. 5, *Г*) с широким срединным зубцом и шестью парами боковых. Срединный зубец по бокам с уступами, четвертый зубец очень маленький. Пластинки субментума с ясной веерообразной штриховкой, наружный край с крупными фестонами.

Личинки найдены в лимане Солонцы в количестве 14 экз. на черном иле, при S — 3,8‰ по Cl[1]. 18.X 1952 г.

6. Cryptochironomus salinarius, sp. n.

Длина личинки — 8 мм. Тело тонкое, изящное. Передние, ложные ножки недоразвиты, крючки светлокоричневые, гладкие. Подталкиватели в два раза длиннее своей ширины, вооружены сильными светлокоричневыми крючками. Подставки кисточек едва заметны. Антенны (рис. 6, *А*) пятичлениковые. Антеннальная щетинка доходит до конца жгутика. Лаутерборновы органы мелкие, противостоящие. Кольцевой орган в нижней трети основного членика. Мандибула (рис. 6, *Б*) с четырьмя светлокоричневыми внешними зубцами и одним совсем светлым внутренним. Щетинка под зубцами мандибулы мечевидная. Субментум (рис. 6, *В*) с шестью парами боковых зубцов и одним срединным, имеющим глубокие зарубки,

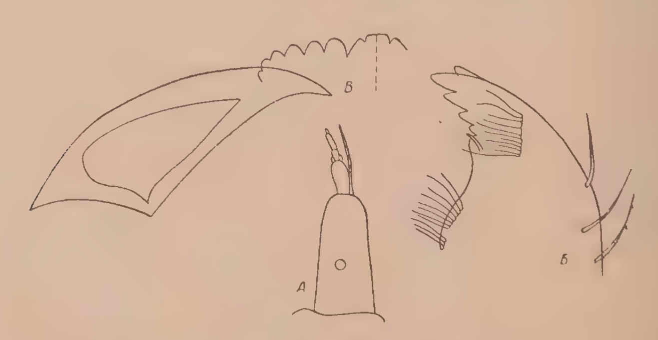


Рис. 6. Cryptochironomus salinarius, sp. n.

А — антенна, *Б* — мандибула, *В* — субментум

вследствие чего создается впечатление трехраздельного зубца. Внутренние края субментума (рис. 6, *Б*) вытянуты, а наружные оттянуты назад.

Лиман Солонцы. S—3,8‰ по Cl[1]. Грунт — черный ил. 18.X 1952 г. Описание личинки дано по 8 экз.

7. Glyptotendipes lipinae, sp. n.

Длина личинки — 4 мм. Тело плотное, массивное. Брюшко без вентральных отростков. Передние ложные ножки слабо развиты. Подталкиватели довольно широкие, длина их превосходит ширину в два раза. Крючки желтые, сильные, по внутреннему краю гладкие. Анальные папиллы округлые, вдвое короче задних подталкивателей и в четыре раза

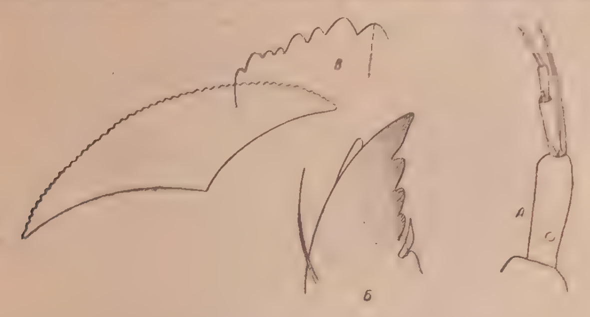


Рис. 7. Glyptotendipes lipinae, sp. n.
А — антенна, *Б* — мандибула, *В* — субментум

ўже ширины последних. Голова удлиненная, светлокоричневая. Глаза небольшие, нижняя пара — почковидные, верхняя пара, лежащая несколько впереди от нижней, — округлые. Антенны (рис. 7, *А*) состоят из пяти члеников. Щетинка антенны расположена на дистальном крае основного членика и доходит до конца пятого членика антенны; у своего основания она имеет небольшую дополнительную щетинку. На втором членике антенны едва заметны противостоящие лаутерборновы органы. Кольцевой орган находится в нижней трети основного членика. Мандибула состоит из четырех почти черных внешних зубцов (рис. 7, Б); концевой зубец вдвое длиннее второго, остальные же по своей величине равномерно убывают. Внутренний зубец темножелтый. Щетинка под зубцами мандибулы листовидная. Дуга субментума (рис. 7, *В*) состоит из непарного срединного зубца и семи боковых. Срединный зубец не шире, но ниже первых боковых, четвертый и пятый очень маленькие. Наружные углы пластинок субментума вытянуты и оттянуты назад. Верхний край пластинок мелко гофрированный.

Кардашинский лиман. Грунт — ил. Среди зарослей Vallisneria. 16.X 1952 г. Описание личинки дано по 20 экз.

Литература

Зверева О. С., 1950. Новые формы личинок Tendipedidae (Diptera) из рек Печоры и Вычегды, Энтомол. обозр., XXXI, № 1—2.

Константинов А. С., 1948. О Chironomidae бассейна р. Амур, ДАН СССР т. LXIII, № 3.— 1948а. К познанию фауны Chironomidae бассейна р. Амур. Новые виды подсемейства Chironominae, там же, т. LXII, № 4.

Липина Н. Н., 1928. Личинки и куколки хирономид, Экология и систематика, М.

Черновский А. С., 1949. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. Определитель по фауне СССР, изд. Зоол. ин-том АН УССР, М.

Bause E., 1914. Die Metamorphose der Gattung Tanytarsus und einiger verwandter Tendipedinenarten, Arch. f. Hydrob., S.-Bd. II, L. 1.

Gripekoven H., 1914. Minierende Tendipediden, Arch. f. Hydrob., S.-Bd. II, L. 1.

Krüger F., 1938. Tanytarsus-Studien. Die Subsectio Atanytarsus, Arch. f. Hydrob. Bd. XXXIII, Hft. 2.

Lenz F., 1938. Die Gattung Parachironomus, Beschreibung der Larve und Puppe von P. varus Gtgh. nebst einer Übersicht über die Gattung, Arch. f. Hydrob. Bd. XXXII, Hft 4

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ И ВОЗМОЖНОСТЬ ПАРТЕНОГЕНЕЗА У ГАЛЛИЦ (ITONIDIDAE, DIPTERA)

Б. М. МАМАЕВ

Кафедра зоологии Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина

При работе над выяснением фаунистического состава представителей семейства галлиц некоторых областей Европейской части СССР наше внимание привлекла следующая интересная особенность: количество самок, вылетающих из галлов, собранных в природной обстановке, как правило, превышает количество самцов.

Основная работа по изучению вопроса о соотношении полов у галлиц проводилась летом 1953 г. в экспедиции Института морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР. Был привлечен также материал 1952 г. и материал из Московской области, собранный в 1953 г. Помощь при обработке материала была оказана М. С. Гиляровым, Ф. Н. Правдиным, Е. С. Смирновым, которым автор приносит глубокую благодарность.

В результате работ на материале изучения более 60 различных видов была выявлена тенденция к количественному преобладанию самок в летних поколениях галлиц. Некоторые из полученных результатов приведены в табл. 1.

Как видно из табл. 1, количество особей в отдельных вылетах сравнительно невелико. Этот материал может служить основой лишь для приблизительного определения соотношения полов, но он достаточно ясно характеризует качественную сторону вопроса, показывая явное преобладание самок над самцами в поколениях галлиц.

Однако не исключена возможность, что такое преобладание самок могло явиться результатом избирательной смертности личинок и куколок самцов в условиях опыта.

Для контроля на небольшом материале (Asphondylia melanopus, Rhopalomyia tanaceticola, Rhabdophaga heterobia, R. terminalis, Ischnonyx verbasci) были проведены опыты с точным подсчетом взрослых личинок и куколок, собранных в природной обстановке и помещенных затем в пробирку с увлажненным песком. Результаты этих опытов, при 95—100%-ном вылете имаго, когда избирательная половая смертность в лабораторных условиях была исключена, показали, что и в этих случаях имеет место более или менее значительное количественное преобладание самок.

В природной обстановке в районе станицы Убинской (Краснодарский край) частота встречаемости куколок самцов Rhopalomyia millefolii в галлах приблизительно в семь раз меньше, чем куколок самок (июнь 1953 г.).

Известно (M. E. Metcalfe, 1933, и др.), что максимальный вылет самцов имеет место на день-два раньше максимального вылета самок. Опыты подсчета соотношения полов лишь в первые несколько дней вылета (Dasyneura urticae, D. salviae) показали, что и в этот период самки количественно преобладают.

Многие авторы также отмечают, что при выведении галлиц количество самок, вылетающих из галла, как правило, превышает количество самцов. Для некоторых видов данные авторов были суммированы, и на большом материале вычислено среднее процентное соотношение полов.

Таблица 1

Результаты выведения имаго из галлов

Область	Район, селение	Вид галлицы	Вид растения с галлами	Дата вылета имаго	Соотношение полов (♂:♀)	[illegible]
Ворошиловградская	Беловодский р-н, Деркульская станция Ин-та леса АН СССР	Misospatha campestris Rübs.	Artemisia sp.	25. VII 1952	19 : 81	121
То же	То же	Bayeria captigena Br.	Euphorbia virgata	22. VII 1953	0 : 100	37
„ „	„ „	Dasyneura salviae Kieff.	Salvia nemorosa	7. VII 1953	43 : 57	165
„ „	Меловской р-н, Стрельцовка	Rhopalomyia tanaceticola Karsch.	Tanacetum vulgare	4. VII 1953	31 : 69	16
Ростовская	Александровский р-н, Ленинский лесхоз	Bayeria captigena Br.	Euphorbia sp.	21. V 1953	43 : 57	200
Каменская	Каменск-Шахтинский, Абрамовка	Rhabdophaga heterobia H. Lw.	Salix sp.	12. VI 1953	8 : 92	26
„	Нижняя Кундрючская	Rapiella veronicae Vall.	Veronica chamaedrys	31. V 1953	19 : 81	77
„	Волошино	Ischnonyx verbasci Vall.	Verbascum orientale	1. VII 1953	26 : 74	19
Сталинградская	Аршан-Годжур	Asphondylia melanopus Kieff.	Vicia sp.	12. VII 1952	9 : 91	11
Краснодарский край	Убинское лесничество	Dasyneura salicariae Kieff.	Lythrum salicaria	19. VI 1953	24 : 76	66
Московская	Павлова Слобода	Dasyneura urticae Perr.	Urtica dioica	С 10. IX по 15. IX, далее вылет не учитывался	33 : 67	129
		Rhabdophaga terminalis H.-Lw.	Salix sp.	15. VII 1953	15 : 85	13

Табл. 2 показывает, что соотношение полов у различных видов галлиц неодинаково. Наиболее низкий процент самцов наблюдается у видов рода Contarinia, есть такие виды, у которых соотношение полов в поколениях приближается к единице.

В работах некоторых авторов (H. F. Barnes, 1946—1948) приводятся данные, свидетельствующие о том, что у видов галлиц, дающих несколько поколений за лето, соотношение полов для различных поколений изменяется с определенной закономерностью. Так, например, в последовательных генерациях Dasyneura arabis и D. pyri относительное количество самцов растет и приближается к количеству самок, однако в весенних и летних поколениях этих видов процент самцов от общего количества имаго остается незначительным.

В одной из работ Барнс (1931) пытается примирить это, с точки зрения формальной генетики «ненормальное», соотношение полов с основными требованиями хромосомной теории наследственности, согласно которой оба пола в поколениях животных продуцируются в одинаковых количе-

ствах (1 : 1). Барнс опирается на взгляды Пикте (Pictet, 1926, приводится по Barnes), которые сводятся к тому, что соотношение полов 1 : 1 осуществляется лишь в поколениях животных, происшедших от одной начальной пары прародителей; в случаях же, когда имело место скрещивание рас или видов, происходит некоторое отклонение от нормы.

Таблица 2

Соотношение полов у некоторых видов галлиц

№ п/п	Вид галлицы	Соотношение полов (♂:♀)	Общее колич. имаго	Год проведения опытов	Автор
1	Contarinia merceri Barn. . .	24:76	8227	1927—1928	Barnes, 1930
2	C. nasturtii Kieff.	26:74	453	1949	„ 1950
3	C. dactylidis H.-Lw.	34:66	511	1932	Metcalfe, 1933
4	C. lolii. Metc.	28,5:71,5	3095	1932	„ „
5	C. medicaginis Kieff.	43:57	9030	—	Ossinnilsson, По Barnes, 1946
6	C. festucae Jones	16:84	421		По Barnes, 1946
7	Dasyneura alopecuri Reut. . .	43:57	47207	1927—1929	Barnes, 1930
8	D. festucae Barn.	37:63	358	—	По Barnes, 1946
9	D. pyri Bouche	36:64	7023	1926—1930	Barnes, 1931
10	D. arabis Barn.	31:69	1850	1928—1930	„ „
11	D. dactylidis Metc.	35:65	304	1932	Metcalfe, 1933
12	D. leguminicola Lint.	42:58	6354	1930—1932	„ „
13	D. campestris Lieff.	27:73	11465	1929—1933	По Barnes, 1948
14	Rhabdophaga heterobia H.-Lw.	43:57	6235	1927—1929	Barnes, 1931
15	R. terminalis H.-Lw.	29:71	1884	1928	„ „
16	R. triandraperda Barn. . . .	47,5:52,5	524	1930	„ 1935
17	Stenodiplosis geniculati Reut.	46:54	4303	1927—1928	„ 1930
18	Diarthronomyia chrysanthemi Ahlb.	36:64	517	1939	„ 1940
19	Thomasiniana theobaldi Barn.	37:63	239	1943—1944	„ 1944
20	Sitodiplosis dactylidis Barn. .	42:58	567	—	Jones, по Barnes, 1944
21	Apiomyia bergenstammi Wachtl	13:87	—	—	Della Beffa, по Barnes, 1947

Согласно Пикте, возможны и комбинации двух отмеченных выше «типов» родителей. Значительные отклонения от соотношения полов 1 : 1 Барнс ставит в зависимость от возможной избирательной смертности самцов (Barnes, 1930, 1931).

Ясно, что такое объяснение соотношения полов, сделанное на основе хромосомной теории наследственности и стоящее в отрыве от взаимоотношений организма с внешней средой, является неверным.

С нашей точки зрения, изменение соотношения полов у галлиц в сторону преобладания самок является результатом экологических особенностей представителей этого семейства.

Представителей семейства галлиц в соответствии с характером питания личинок можно разделить на три крупные группы: личинки-фитофаги — живут в большинстве случаев внутри галлов, образующихся на растениях в результате жизнедеятельности личинок; за счет разнообразных мелких членистоногих (тли, червецы, личинки мух, клещи и др.) развиваются личинки-зоофаги; третью группу составляют галлицы, личинки которых обитают в различного рода разлагающихся остатках, гнилой древесине, помете и т. д., т. е. являются сапрофагами.

Для личинок галлиц первых двух групп, а также для некоторых представителей третьей группы характерна узкая кормовая специализация. Личинки-фитофаги каждого вида галлиц могут успешно развиваться лишь на определенном виде растения или в некоторых случаях на очень узком круге близких видов, личинки галлиц-зоофагов хищничают или па-

разитируют в большинстве случаев лишь на определенных видах членистоногих.

Известно, что для видов с узким экологическим диапазоном, особенно в отношении кормового фактора, особое значение приобретает функция расселения. Таким образом, всякое приспособление к определенному фактору среды, уменьшающее для организма шансы нахождения благоприятных условий, но дающее другие преимущества в борьбе за существование, сопровождается либо общим повышением расселительной активности организма, либо повышением плодовитости, либо же различными комбинациями обоих признаков (Гиляров, 1945).

Галлицы не способны к сколько-нибудь быстрому и продолжительному полету, и их расселение осуществляется в основном пассивно, воздушными потоками; с этим связаны мелкие размеры их тела и характер крыльев. Жилкование крыла галлиц подвергалось наибольшей редукции по сравнению с представителями других семейств Oligoneura; достаточно сказать, что количество продольных жилок крыла галлиц никогда не превышает шести, а в подсемействе Heteropezinae падает до двух-трех слабо выраженных жилок.

Известно (Гиляров, 1945), что эволюция расселяющихся пассивно насекомых (особенно, если иметь в виду специализированные в выборе кормового растения виды) идет в направлении усиления интенсивности размножения, что обеспечивается увеличением плодовитости и выработкой приспособлений, повышающих процент выживаемости (например, живорождение у тлей).

Повышение плодовитости вида осуществляется как за счет сокращения сроков индивидуального развития и в связи с этим увеличения числа поколений в году, так и за счет увеличения яйцепродукции каждого поколения в отдельности. Можно наметить несколько вызванных условиями существования путей повышения плодовитости насекомых.

Первоначально происходит увеличение индивидуальной яйцепродукции при сохранении постепенного соотношения полов, обеспечивающего биологически важный половой процесс во всех поколениях. Однако простое увеличение числа яиц в яичниках самок влечет за собой уменьшение размеров самих яиц, что неблагоприятно сказывается на выживаемости потомства. Это особенно справедливо для видов, развитие яйца и личинки которых происходит в условиях, характеризующихся широкой амплитудой изменчивости ряда жизненно важных факторов (например, температуры, влажности).

Дальнейшее увеличение плодовитости приводит для некоторых групп насекомых к нарушению в ряде поколений соотношения полов в направлении прогрессирующего преобладания самок. В связи с этим у видов насекомых со слабой способностью к активному передвижению происходит частичная или полная утрата некоторыми поколениями полового процесса и переход к постоянному или циклическому партеногенезу. Для насекомых с хорошо развитыми локомоторными органами при аналогичных условиях возможен переход к повышению процента самок.

Плодовитость вида в этом случае повышается за счет увеличения общей плодовитости поколения в целом[1]. Однако это сопровождается утратой некоторыми поколениями полового процесса, так как участие самца во многих актах оплодотворения становится практически невозможным в связи с малым процентом самцов в общем числе взрослых особей и слабой способностью имаго к активному полету.

Интересно, что среди жуков, для которых в целом девственное размножение наблюдается лишь как исключение, виды, перешедшие к партеногенезу, например некоторые Otiorrhynchus (Васильев, 1914), совершенно

---

[1] Сходное явление отмечено С. А. Северцовым (1941) для полигамных видов млекопитающих.

бескрылы. Чрезвычайно низкий процент самцов наблюдается в перешедших к девственному размножению поколениях некоторых орехотворок (Rhodites rosae L.), в летних же партеногенетических поколениях тлей самцы полностью отсутствуют.

Только переход к партеногенезу создал предпосылки для процесса дальнейшего сокращения сроков индивидуального развития за счет ускоренного (по сравнению с другими системами органов) созревания половых продуктов (яиц), что дает возможность перехода к педогенезу, заключающемуся в партеногенетическом размножении личинок.

Для комаров рода Tanytarsus (Chironomidae) описано девственное размножение куколок и только что появившихся на свет самок (Гримм, 1870; приводится по Шванвичу, 1949), что, без сомнения, является переходным к педогенезу моментом. Переход к педогенезу связан с возможностью длительного развития ряда поколений личинок в обильном пищевом субстрате (Гиляров, 1945).

В случае перехода ряда поколений к педогенезу ими утрачивается не только половой процесс, но и стадия имаго, на которой у ряда педогенетических видов происходит расселение. Все подчинено лишь процессу максимального увеличения плодовитости.

Галлицы, при значительной яйцепродукции самки, дают за лето немного поколений. Так, гессенская мушка, самка которой откладывает до 150 яиц, в условиях средней полосы СССР успевает дать лишь два-три поколения (Демокидов, 1912).

Характерной особенностью биологии некоторых видов галлиц является педогенез, впервые открытый русским ученым Вагнером в 1862 г. у представителей именно этого семейства.

Таким образом, эволюция семейства галлиц (Itonididae) идет в сторону повышения плодовитости за счет изменения соотношения полов в поколении (преобладание самок и тенденция к еще большему снижению относительного количества самцов в некоторых поколениях мультивольтинных видов) и за счет приобретения некоторыми видами дополнительных способов размножения (педогенез).

Продолжительность жизни галлиц невелика — от нескольких часов до нескольких дней; продолжительность жизни самцов меньше, чем продолжительность жизни самок. Есть указания (Домбровская, 1934, и др.), что самцы ряда видов умирают вскоре после спаривания. Следовательно, в природной обстановке количественное преобладание самок должно быть еще значительнее.

Для проверки этого предположения нами в 1953 г. были сделаны в Ростовской и Ворошиловградской областях и в Краснодарском крае сборы галлиц кошением сачком. Анализ укосов показал, что галлицы-фитофаги из триб Lasiopterini, Oligotrophini, Asphondyliini подсемейства Itonidinae, которые были получены нами из галлов, встречаются в укосах лишь в единичных экземплярах и притом почти исключительно самки. Доминирующими в укосах видами являются галлицы, относящиеся к трибе Porricondylini (подсемейство Itonidinae), личинки которых развиваются в гнилой древесине, или к трибе Itonidini (того же подсемейства), личинки которых живут в колониях тлей, в галлах других галлиц и т. д. (табл. 3).

Из укосов были отобраны все экземпляры, по морфологическим признакам относящиеся к одному и тому же преобладающему в данном укосе виду. Определение доминирующих видов сделано только до триб, так как при отсутствии определителя галлиц для фауны СССР трудно ручаться за правильность более точного определения видов, кормовые связи которых не прослежены.

Итак, имеющее место у галлиц в природных условиях количественное преобладание самок над самцами позволяет нам предположить следующее: партеногенетическое размножение, которое отрицают некоторые исследователи (Киффер, приводится по Домбровской, 1934), у галлиц

Таблица 3

Результаты сборов галлиц кошением в Ростовской области в 1953 г.

Триба	Виды	Место кошения	Время кошения	Соотношение полов (♂:♀)	Общее колич. имаго в укосе
Porricondylini	№ 1	Александровский р-н, Ленинский лесхоз, пойма	17. V	13:87	55
	„	Михайловка, пойма р. Донца	5. VI	0:100	21
	„	Раздорский р-н, Нижняя Кундрючская	1. VII	0:100	6
	№ 2	Александровский р-н, Ленинский лесхоз, пойма	17. V	33:67	15
Itonidini	№ 3	То же	17. V	10:90	28
	„	Раздорский р-н, Нижняя Кундрючская	1. VIII	0:100	7
	„	Красногвардейский р-н, Донлесхоз	7. VII	17:83	84

чрезвычайно вероятно, так как низкий процент самцов в поколениях ряда видов при малой продолжительности жизни самца и слабой способности имаго к активному полету делает вряд ли возможным участие самца в нескольких актах оплодотворения.

Литература

Васильев И. В., 1914. Люцерновый слоник, образ жизни и меры борьбы с ним, Тр Бюро по энтомол. Уч. ком. Гл. упр. землеустройства и земледелия, т. VIII, № 2, СПб.

Гиляров М. С., 1945. Влияние характера расселения на ход онтогенеза насекомых, Журн. общ. биол., т. VI, № 1.

Демокидов К. Э., 1912. Гессенская муха, или хлебный комарик [Cecidomyia (Mayetiola) destructor Say], образ жизни и способы борьбы, Тр. Бюро по энтомол Уч. ком. Гл. упр. землеустройства и земледелия, т. VI, № 10, СПб.

Домбровская Е. В., 1934. Инструкция по сбору и исследованию галлиц (Cecidomyidae) и вызываемых ими повреждений, Изд-во АН СССР, Л.

Северцов С. А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных, Изд-во АН СССР.

Шванвич Б. Н., 1949. Курс общей энтомологии, Изд-во «Сов. наука», Л.

Barnes H. F., 1930. On the biology of the gall midges (Cecidomyidae) attacking the meadow foxtail grass (Alopecurus pratensis), including the description of one new species, Ann. of Applied Biol., vol. XVII, No. 2.— 1930a. On some factors governing the emergence of gall midges (Cecidomyidae, Diptera), Proceedings of the General Meetings for Scien. Business of the zool. Soc. of London, P. II.— 1931. The sex ratio at the time of emergence and the occurrence of unisexual families in the gall midges (Cecidomyidae, Diptera), J. of Genetics, vol. XXIV, No. 2.— 1935. On the gall midges injurious to the cultivation of willows. II. The so-called shot-hole gall midges (Rhabdophaga spp.), Ann. of Applied Biology, vol. XXII, No. 1.— 1940. The biology of the chrysanthemum midge in England, Там же, vol. XXVII, No. 1.— 1944. Investigations of the Ruspberry Cane Midge, 1943—44, J. of the Royal Horticul. Soc., vol. LXIX, part. 12.— 1946—1948. Gall midges of economic importance, vol. II—IV, London.— 1950. The identity of the Swede Midge, with notes on its biology, Ann. of Applied Biol., vol. XXXVII, No. 2.

Metcalfe Margot E., 1933. Dasyneura leguminicola (Lint.) the clover seed midge. Ann. of Applied Biol., vol. XX, No. 1.— 1933. Some Cecidomyidae attacking the seed of Dactylis glomerata L. and Lolium perenne L., Там же, No. 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

МАТЕРИАЛЫ ПО ИХТИОФАУНЕ ВЕРХОВЬЕВ СЕЛЕНГИ И АМУРА В ПРЕДЕЛАХ МОНГОЛИИ

АНУДАРИН ДАШИ-ДОРЖИ

Монгольский государственный университет им. Чойбалсана

В предлагаемой статье кратко излагаются результаты обследования ихтиофауны в бассейне Селенги и Амура на территории Монгольской Народной Республики.

Ихтиофауна водоемов Монголии, даже таких огромных озер, как Хубсугул, Буир и др., до сих пор не изучена. Поэтому, несмотря на неполноту собранных автором данных, они могут представлять интерес для изучения и использования рыбных богатств страны. В основу работы положен материал, собранный автором с 1944 до 1951 г. в бассейне Селенги, оз. Хубсугул, в бассейнах рр. Онона, Улдзы, Керулена и Халхи и оз. Буир. Более детально автором было исследовано оз. Буир и отчасти — оз. Хубсугул.

Озера и реки Монголии по распределению гидрофауны можно отнести к четырем зоогеографическим провинциям: 1) ледовитоморская, 2) амурская, 3) западномонгольская многоозерная, 4) таримская.

Самыми крупными озерами Монголии считаются солоноватоводное озеро Обсо и пресноводное озеро Хубсугул. Среди всех озер Монголии славится рыбным богатством степное пресноводное озеро Буир, которое расположено на крайнем востоке Республики.

Берега Буира слабо изрезаны; длина озера—40,5 км, наибольшая ширина — 21 км; глубина — 12,3 м. В озеро впадает р. Халха; из северного угла озера вытекает р. Оршон. Температура воды в озере в июле максимум 27,5°, минимум 19,5°, в августе соответственно 29,6° и 16,2°.

Бентос представлен ракообразными креветками — Leander modestus и моллюсками — Unio douglasiae Criff et Pidg., Anodonta woodiana Lea, A. arcaeformis Heude, Cristaria plicata Leach [1].

Планктон в озере представлен довольно богато. Летом из коловраток наиболее многочисленны Keratella cochlearis Cosse, Schizocerca diversicornis Dad. Из ракообразных доминируют Mesocyclops leuckarti Claus, Boeckella orientalis Sars. Значительно меньше Daphnia longispina Müll., Bosmina longirostris Müll., Chydorus sphaericus Müll.

По составу животного населения оз. Буир выделяется среди других озер Монголии. В фауне озера встречаются как Boeckella orientalis Sars, ближайшие родичи которого водятся в южном полушарии, так и недавние выходцы из моря — Leander modestus Hell.

Фауна рыб Буира разнообразна по своему происхождению. Как указывают Л. С. Берг и Г. В. Никольский, основу ее составляют остатки древней верхнетретичной фауны. Среди рыб Буира с прерванным ареа-

---

[1] Определения моллюсков были проверены В. И. Жадиным и М. М. Кожовым, зоопланктон определен Г. Л. Васильевой. Автор считает приятным долгом выразить благодарность упомянутым лицам.

лом распространения, имеющих близких родичей в Европе и Западной Азии, находим следующие виды: Rhodeus sericeus Pall., Cyprinus carpio haematopterus Lac., Misgurnus anguillicaudatus Can., Parasilurus.

Вторая группа видов, ведущая свое начало от представителей древней верхнетретичной фауны, представлена следующими формами: Esox reicherti Dyb., Carassius auratus gibelio Bl., Leuciscus waleckii Dyb., Hucho taimen Pall., Brachymystax lenok Pall., Thymallus arcticus grubei Dyb.

Кроме этих групп, в Буире доминирующее положение занимают представители китайской равнинной фауны — Erytrhroculter mongolicus Bas., Culter alburnus Bas., Hemiculter varpachovskii Nik., Hemibarbus labeo Pall., H. maculatus Bl., Saurogobio dabryi Bleek., S. amurensis Tar., Pseudorasbora parva Schl., Chilogobio soldatovi Berg., Acanthorhodeus asmussi Dyb. и др. Эта группа заключает в себе главнейших промысловых рыб.

Оз. Хубсугул вытянуто в меридиональном направлении и суживается к югу. Наибольшая длина озера равна 133,4 км, наибольшая ширина 34,5 км, наибольшая глубина — 236 м. В Хубсугул впадает до 46 речек, из них 34 имеют постоянное течение, а единственная вытекающая из озера река Эг (Эгийн-Гол) впадает в Селенгу. Характер берегов у оз. Хубсугул — горный, горы частично подходят к самому берегу и выступают в виде обрывов и мысов. Из пяти островов оз. Хубсугул наиболее крупным по площади является Далай-Куйси. Длина его береговой линии — 8 км, наибольшая ширина — до 3 км, высота над уровнем озера — 125 м. По нашим данным, температура поверхностного слоя воды в июле максимум 15,3°, минимум 7,4°.

Литоральная зона характеризуется массовым развитием растительности и богатством животного населения. В литорали Хубсугула встречаются личинки ручейников [2] — Apatania stigmatella, Agrypnia obsoleta Hag., личинки хирономид — Stictochironomus sp.?, Sergentia sp.?, Polypedilum convietum, Trichocladius inegualis Kieff; очень много Gammarus pulex. Здесь же мы находим скопление моллюсков — Gyraulus gredleri var.?, Radix ovata Drap., Sphaerium (Musculium) lacustre Müll., Sphaerium (Sphaerium) corneum L.

Сублиторальная зона охватывает глубину от 20 до 50—60 м. Нижняя граница характеризуется исчезновением донной растительности. На заиленном песке встречаются моллюски Choanomphalus mongolicus Kosh., бокоплавы Gammarus (Rivulogammarus) koshovi Baz. и личинки хирономид Orthocladius sp.?, Eutanytarsus sp.) и Procladius sp.?

Глубинная зона Хубсугула занимает обширную площадь как в северной части озера, так и в южной.

Животный мир Хубсугула изучен далеко еще не достаточно, но все же в нем установлено наличие представителей байкальской эндемичной фауны — Choanomphalus mongolicus Koshov, Kobeltocochlea michnoi Lindh., а также эндемичных видов рыб — Thymallus nigrescens Dor и рачков-бокоплавов — Gammarus (Rivulogammarus) koshovi Baz.

В основном фауну озера составляют виды, широко распространенные в горах Евразии.

Семейство Acipenseridae — осетровые

1. Acipenser baeri Brandt — сибирский осетр (хилма — по-монгольски). В основном водится в р. Орхоне, а для икрометания поднимается в р. Толу. В отдельные годы это происходит и в июле. Встречаются крупные особи, достигающие длины до 136 см и веса до 28 кг. В р. Толе осетр встречается в затонах реки, в местах с илисто-песчаным дном. По-видимому, осетр в Селенге и Орхоне — жилая и непроходная форма.

---

[2] Личинки ручейников определены И. М. Леванидовой, а личинки хирономид — А. А. Линевич, которым автор приносит свою благодарность.

При сравнении наших осетров с байкальским осетром видно, что селенгинский осетр относится к тупорылым формам. У молодых особей рыло относительно острее, чем у половозрелых.

Семейство Salmonidae — лососевые

2. Hucho taimen Pallas — таймень (толо — по-монгольски). Таймени, пойманные в р. Толо (19 июня 1949 г.), имеют медно-красный цвет; повидимому, таймень здесь нерестится в июне. В Керулене таймень водится в верхнем течении, а в нижнем — в районе г. Чойбалсана — встречается редко. В оз. Буир таймень ловится преимущественно осенью и зимой. Летом держится в холодноводных речках (Халха и Оршон) с быстрым течением. Промысловое значение тайменя в Буире невелико; в ограниченном количестве добывается в бассейне Селенги, главным образом в протоках Селенги. Распространен в бассейне Селенги, в Керулене, в Ононе и в Халхе.

3. Brachymystax lenok Pallas — ленок (зэбег — по-монгольски). Промысловое значение ленка в отдельных бассейнах Монголии неравноценно. Больше всего добывается в оз. Хубсугул, где он занимает довольно заметное место (после хариуса). В бассейне Селенги в пределах Монголии ленок встречается всюду. Держится в холодных реках с быстрым течением. В Толе нерестится в мае. Питается мелкой рыбой, ракообразными, насекомыми. Промысловое значение ленка в Буире невелико.

Семейство Thymallidae — хариусовые

4. Thymallus arcticus Pallas — сибирский хариус (хадран — по-монгольски). В оз. Хубсугул сибирский хариус вместе с хубсугульским видом занимает значительное место в промысле. Главный сезон промысла хариуса на Хубсугуле — весна и лето. Распространен в бассейне Селенги и ее притоках — Орхоне и Толе.

5. Thymallus nigrescens Dorogostaisky — хубсугульский хариус (балиус — по-монгольски). Среди хубсугульских рыб только два вида хариуса заражены ленточным червем. При распространении хариусов зараженность лентецами увеличивается с севера на юг. Особенно большой процент зараженности хариуса наблюдался в районе Хатхал. Распространен в Хубсугуле.

6. Thymallus arcticus grubei Dyb. — амурский хариус (амарын хадран — по-монгольски). Водится в верхнем течении Керулена, вниз по реке встречается редко. В отдельные годы амурский хариус встречается в рр. Цинкире и Муране (левый приток Керулена) в июне. Повидимому, амурский хариус водится в верховьях р. Онона и в его притоках — Хорхе и Балжи.

Семейство Esocidae — щуковые

7. Esox lucius L. — щука (цурхай — по-монгольски). В оз. Угей щука вместе с окунем является основным промысловым объектом. Распространена в Монголии в оз. Угей и в речках, в него впадающих.

8. Esox reicherti Dyb. — амурская щука (амарын цурхай — по-монгольски). В оз. Буир — важная промысловая рыба. Ловится главным образом зимой, преимущественно неводами. В настоящее время в уловах Буира попадаются щуки длиной (абсолютная) в 48—90 см и весом в 1—4 кг. У только что пойманных щук окраска весьма оригинальна. Щуки длиной до 30 см имеют на боках тела темнобурые полосы, а щуки большего размера приобретают пятнистую окраску. Эти пятна, в количестве до 28, располагаются как бы правильными рядами. Общий фон серебристо-зеленоватый, спина темная. В настоящее время в летнем

промысле амурская щука в Буире дает до 5% общего улова. Распространена в МНР в оз. Буир и рр. Халхе, Оршоне и Ононе. Возможно, водится и в р. Керулене.

Семейство Cyprinidae — карповые

9. Leuciscus waleckii Dyb. — амурский язь (хялгань — по-монгольски). Обнаружен в оз. Буир. У живых экземпляров спина слегка темноватая, а остальная часть тела однообразно серебристая. Плавники, кроме спинного, имеют едва заметный красноватый оттенок. Анальный плавник с заметной выемкой, чего не замечается у типичной формы. Промысловое значение в Буире невелико. Известен из верхнего течения р. Онона (А. Я. Таранец, 1937).

10. Phoxinus lagowskii Dyb.— амурский гольян. Встречается в р. Ононе и в оз. Буир.

11. Phoxinus phoxinus L. — обыкновенный гольян (сахалт жараахай — по-монгольски). Водится в р. Улдзе, а также в р. Балжи (приток Онона). Длина гольянов из р. Улдзы — до 85 мм. По описанию Л. С. Берга, гольяны, добытые 19 апреля 1903 г. в притоке между оз. Хубсугул и оз. Борсок (не в озере, а в реке Борсок, впадающей в оз. Хубсугул), были в «брачном наряде»; у самцов верхняя часть головы покрыта крупными и острыми бугорками.

12. Pseudaspius leptocephalus Pall. — плоскоголовый, или амурский, жерех (хоудий — по-монгольски). Встречается в р. Ононе и в оз. Буир. В Буире летом (июль, август) жерех составляет до 4,5% общего улова. Обычен в уловах жерех длиной в 30—40 см, весом 0,7—1,5 кг. В Буире жерех нерестится, видимо, весной, так как в августовских уловах попадаются только отнерестившиеся рыбы.

13. Pseudorasbora parva Schlegel.— амурский чебачок. Распространен в оз. Буир, в рр. Ононе и Керулене.

14. Gobio gobio L. — обыкновенный пескарь (жараа — по-монгольски). Распространен в оз. Буир и рр. Халхе и Ононе.

15. Gobio ussuriensis Berg — уссурийский пескарь (уссурийн жараа — по-монгольски). По нашим материалам, длина пескаря из Буира до 120 мм. На спине узкие темные пятнышки, все плавники без пятен. Особенно резко в глаза бросается орнаментация вокруг чешуи на спине. Распространен в МНР в бассейнах Халхи и Оршона и в Буире.

16. Chilogobio soldatovi Berg — пескарь-губач Солдатова (солдатовын жараа — по-монгольски). В Буире эта рыба весьма обычна. Она держится в затишных местах с песчано-илистым грунтом, на небольших глубинах в прибрежной зоне озера. Длина рыбы до 110 мм. Промыслового значения пескарь-губач не имеет, а служит лишь пищей для хищных рыб в Буире.

17. Ladislavia taczanowskii Dyb. — владиславия. Поймана в р. Балжи (левый приток Онона) и в небольшом количестве в р. Хорхе. Небольшая рыба, длиной до 120 мм. Г. В. Никольский (1948) допускает возможность обитания владиславии в оз. Буир.

18. Saurogobio amurensis Taranetz — амурский носатый пескарь (амарын жараа — по-монгольски). В июльских сборах автора в 1948 г. пескарь встречался с текучими половыми продуктами. В Буире икрометание пескаря, повидимому, заканчивается в начале августа. Икра крупная (ее размер до 3 мм в диаметре), крупнее, чем у колючего пескаря. В Буире пескарь промыслового значения не имеет.

19. Saurogobio dabryi Bleeker.— длиннохвостый колючий пескарь (хатхурт жараа — по-монгольски). Этот вид из Буира характерен тем, что общий фон окраски тела темновато-желтый (песчаного цвета), спинка темноватая, брюшина светлая, а у крупных особей — сере-

бристая. В оз. Буир пескарь часто попадается в промысловых уловах, вместе с сазаном, карасем и уклеем.

20. Hemibarbus labeo Pallas — конь-губарь (морын загас по-монгольски). В Буире в промысловых уловах конь имеет длину (абсолютная) от 27 до 40 см, вес — от 200 до 500 г. Летом конь водится по всему оз. Буир, а зимой концентрируется в районе устья р. Халхи, в зоне, имеющей глубину 12 м. Икрометание, повидимому, происходит в июне. Распространен в МНР в бассейне р. Халхи, в рр. Оршоне и Ононе. По опросным данным, конь водится в Керулене, ниже г. Чойбалсана.

21. Hemibarbus maculatus Bleeker. — пятнистый конь (сохор морь — по-монгольски). В небольшом количестве ловится в оз. Буир вместе с конем-губарем. Зимой ловится в сети. К концу июня икра уже выметана. Промысловое значение в Буире невелико.

22. Erythroculter erythropterus Bas. — верхогляд (улгэр загас — по-монгольски). В феврале 1954 г. верхогляд встречен в промысловых уловах в оз. Буир. Размеры пойманных рыб от 25 до 65 см, в среднем 47 см (абсолютная). У живых экземпляров верхняя часть головы, спины и бока тела выше боковой линии — темносерые, бока тела ниже боковой линии светлее, брюшко серебристое. Известен только из оз. Буир.

23. Erythroculter mongolicus Bas. — краснопер (улаан сербэт — по-монгольски). Промысловой статистикой в Буире краснопер учитывается не отдельно, а совместно с плоскоголовым жерехом. В летнем промысле составляет до 5% общего улова. В промысловых уловах встречается краснопер длиной (абсолютная) от 25 до 52 см. Распространен в МНР в бассейнах рр. Халхи, Оршона и оз. Буир.

24. Culter alburnus Bas. — озерный верхогляд, или уклей (хидар цаган — по-монгольски). По нашим материалам из Буира, систематические признаки этого вида немного отличаются от ранее описанных (Берг, 1948). D III 7, A III 25—28, в среднем 27, ll 66—72, в среднем 69,5. На передней части тела до 25 жаберных тычинок. Характерны для этого вида сжатое с боков тело и брюшной киль, тянущийся от грудного плавника до анального отверстия. Наибольшая высота тела составляет 26,8—30,7% длины тела (без С), в среднем 28,5%, голова 24,1—26,8%, в среднем 25,29% (измерено 56 экз.). В наших сборах из оз. Буир отмечена абсолютная длина рыбы до 380 мм. Уклей является важной промысловой рыбой в Буире. С мая до конца сентября уклей составляет до 30% общего улова. Держится круглый год в озере, летом нагуливается вдоль южного и восточного берегов Буира. Зиму уклей проводит в районе устья р. Халхи и истока р. Оршон.

25. Hemiculter varpachovskii Nikolski — буирская востробрюшка (цагаалж — по-монгольски). Это небольшая рыба, длиной до 150 мм. В Буире еще не освоена промыслом. В систематике данного вида имеется много неясностей. В бассейне Амура, по Л. С. Бергу, водятся три вида рода Hemiculter, мало различающиеся между собой. Мы располагаем материалами, собранными летом 1948 и 1950 гг. и зимой 1951 г. из оз. Буир.

Летом 1952 г. автор ознакомился с коллекцией востробрюшки из среднего и нижнего течения Амура в Зоологическом музее МГУ и обнаружил существенные различия по некоторым систематическим признакам между востробрюшками из Буира и Амура.

Буирская востробрюшка отличается от типичной по следующим признакам: число ветвистых лучей в анальном плавнике больше, чем у типичной; число чешуй в боковой линии также больше (у типичной — 43—52, в среднем 45,4, тогда как у буирской — 47—53, в среднем 50). Боковая линия у буирской востробрюшки имеет совершенно другой изгиб над анальным и грудным плавниками. Число жаберных тычинок на первой дуге меньше: у буирской их 25—28, в среднем 26,5, а у типичной 24—29, в среднем 27,3.

Эта рыба была описана еще в 1903 г. А. М. Никольским (сбор В. К. Солдатова 18 апреля 1899 г. из оз. Буир) как новый вид Hemiculter varpachovskii Nik. В 1909 г. Л. С. Берг этот вид свел в синонимику H. leucisculus. Сравнивая буирскую форму с амурской, мы убеждаемся, что наша востробрюшка — вполне самостоятельный вид, который был описан А. М. Никольским как H. varpachovskii.

Привожу краткую характеристику востробрюшки из оз. Буир. D II, III 7, A III 13—15, в среднем 14,5. ll 47—53, в среднем 50. Жаберных тычинок на первой дуге 25—28, в среднем 26,5. Меристические признаки особей из Буира (56 экз.) и из Амура (по Г. В. Никольскому, 1947) приведены в таблице. Распространен в бассейне р. Халхи и оз. Буир.

Показатели	Hemiculter leucisculus			Hemiculter varpachovskii		
	мин.	макс.	средн.	мин.	макс.	средн.
Длина тела в см	5,5	13,5	10,8	9,2	13,0	
В % от l:						
Вся длина тела	118,0	125,0	120,5			
Длина головы	19,0	22,5	21,04	18,7	23,1	21,2
Диаметр глаза	5,0	6,9	5,9	5,4	6,5	
Длина рыла	5,0	7,4	5,9	4,9	6,1	5,1
Заглазничное расстояние	8,0	11,4	10,2	9,7	12,6	0,6
лба	5,0	6,9	6,2	6,2	7,3	6,7
Наибольшая высота тела	20,0	27,8	25,3	22,3	26,3	24,6
Наименьшая высота тела	8,5	11,4	10,2	7,6	9,7	9,0
Длина хвостового стебля	12,0	19,7	15,9			
Антедорсальное расстояние	47,0	52,8	49,7	46,1	49,4	47,7
Длина основания D	9,1	12,8	10,8	9,2	10,5	9,8
Высота D	17,2	24,9	21,6	15,6	22,4	19,2
Длина основания A	12,0	17,6	15,1	14,6	17,5	15,7
Высота A	10,0	13,8	12,2	9,3	12,3	0,9
Длина грудного плавника	19,0	23,8	21,0	19,5	22,4	21,2
Длина брюшного плавника	14,1	16,9	15,5	14,0	16,3	15,3
Пектовентральное расстояние	24,0	29,2	25,7	24,6	28,8	26,3
Число чешуй в боковой линии	43	52	45,4	47	53	50
Число ветвистых лучей в A	13	17	13,7	13	15	14,5

26. Rhodeus sericeus Pallas — амурский горчак. Этот интересный вид распространен в р. Керулене и в оз. Буир. Промыслового значения в Буире не имеет.

27. Acanthorhodeus asmussi Dyb. — колючий горчак. Это небольшая рыба, длиной до 105 мм; отличается от амурских меньшим числом чешуй в боковой линии (у амурского — 36—39, у нашего — 32—38, в среднем 36,0). У нашей формы спинной и анальный плавники слегка выемчатые, что напоминает ханкинского колючего горчака. Общий фон тела серебристый, узкая зеленоватая полоса расположена в задней части тела над боковой линией, яркие фиолетовые пятна — позади жаберной крышки над грудными плавниками. В бассейне Амура горчак нерестует во второй половине мая и в июне. Икру откладывает в раковины Anodonta и Unio.

28. Carassius auratus gibelio Bloch. — серебристый карась (хэлтэг — по-монгольски). Карась в Буире является важным объектом промысла, составляя до 17% общего улова (около 55,2 ц в год). Средняя длина карася в промысловых уловах от 19 до 32 см, вес — от 0,3 до 1,1 кг. В Буире, наряду с высокотелым карасем, водится низкотелый карась. Высота тела у первого меньше его длины в 2—2,3 раза, тогда

как у второго — в 2,6 раза. Икрометание карася происходит у южного берега Буира, там, где много подводных зарослей макрофитов. Нерест начинается с начала июля и продолжается в июле. Зимой карась идет на «спячку» в районе устья р. Халхи и истока Оршона. Зимний вылов карася сосредоточен у устья р. Халхи. Распространен в бассейнах рр. Керулена и Оршона, в оз. Далай и Буир.

29. Cyprinus carpio haematopterus Temminck et Schlegel — амурский сазан (булуу цагаан — по-монгольски). Сазан является ценной промысловой рыбой в восточномонгольских водоемах, в частности в оз. Буир и в нижнем течении Керулена. В промысловых уловах средний размер сазана в Буире от 32 до 45 см, вес — 0,7—1,8 кг. Максимальный экземпляр неводного сазана достигал 85 см длины и 7,3 кг веса. Встречаются две формы сазана: 1) с небольшой головой, блестящей, ровной серебристой чешуей; высота тела (без С) составляет 30—39% длины; 2) с большой головой и с золотисто-песчаной чешуей; высота тела составляет 25—28% длины. Первые нерестующие сазаны наблюдаются с конца мая. Массовый нерест происходит в июне. Основные нерестилища сазана расположены по южному берегу Буира в районе оз. Баян. Здесь вода слабо проточная, глубина равна 0,7—2,5 м. На нерестилищах хорошо развиты заросли макрофитов. Летний промысел сазана происходит вдоль восточного и южного берегов озера, а зимой в районе устья р. Халхи. Этот район Буира является основным участком подледного промысла.

Отметим, что у буирских сазанов мы находили эктопаразитов из ракообразных Lernaea cyprinaea Linne, которые прикрепляются к боковым выростам головы на чешуе сазана. В Монголии сазан распространен в бассейне рр. Халхи, Оршона и оз. Буир, а также в рр. Керулене и Ононе.

Семейство Cobitidae — щиповки

30. Nemachilus barbatulus toni Dyb. — сибирский голец (пуцген хараахай — по-монгольски). Распространен в бассейне Селенги, Онона и Керулена. Голец промыслом не освоен. Отмечен в оз. Хубсугул (сбор П. Тарасова). Отличается от типичной формы присутствием на нижней губе сосочков, чем напоминает N. strauchi из Центральной Азии.

31. Cobitis taenia Linné — щиповка. Цвет тела светло-желтый. По бокам тела — ряд круглых бурых пятен (до 12). У озерной формы одно темное пятно при основании хвостового плавника, а у речной формы — два пятна. Щиповки промыслового значения не имеют, а лишь служат пищей для хищных рыб. Распространены по бассейнам рр. Онона, Улдзы, Халхи с Оршоном.

32. Cobitis taenia sibirica Gladkov — сибирская щиповка. Хубсугульская форма имеет длину тела до 146 мм, наибольшую высоту тела — 13 мм, длину головы — 20 мм. У этой формы подглазничные шипы покрыты кожей, иногда на одной стороне. Распространена в бассейне Селенги и в оз. Хубсугул.

33. Misgurnus anguillicaudatus Cantor. — амурский вьюн (могой жарахай — по-монгольски). Вьюн из Буира характерен наличием 10 усиков, темными пятнышками, разбросанными на боках тела. Основной цвет тела желтоватый, спина слегка бурая. Спинной и хвостовой плавники покрыты мелкими темными пятнышками. Длина тела до 45 мм. Распространен в рр. Халхе и Оршоне и в оз. Буир.

Семейство Siluridae — сомовые

34. Parasilurus asotus L. — амурский сом (сулбурт — по-монгольски). В нашем сборе из оз. Буир длина тела сома (абсолютная) — 530 мм, вес — 1520 г (самки). Озерный сом светлее, чем речной. Общий

фон оливково-черный, с неясными темными пятнами на спине, брюшина светлая до анального плавника. Сом в Буире является одной из промысловых рыб, хорошо ловится зимой. Распространен в бассейне Керулена, Халхи и Оршона. Есть в оз. Буир.

Семейство Percidae — окуневые

35. Perca fluviatilis L.— окунь (алгана — по-монгольски). В Хубсугуле и впадающих в него реках весьма многочислен. В оз. Угей занимает видное место в промысле. Окунь из оз. Угей имеет длину до 40 см, вес — 0,9 кг. Распространен в бассейне Селенги, оз. Хабсугул и Угей.

Семейство Gadidae — тресковые

36. Lota lota L.— налим (чутар — по-монгольски). Хубсугульская форма почти черного цвета, без пятен, а речные особи темносерого цвета, со светлыми пятнами. Налим из Хубсугула имеет в длину до 135 см, а из р. Толы — до 40 см. Распространен в бассейне Селенги и оз. Хубсугул.

Литература

Базикалова А. Я., 1946. Амфиподы озера Косогол (МНР), ДАН СССР, т. 53, № 7.

Берг Л. С., 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, т. 1, 2, М.— Л.— 1949. То же, т. 3.

Даши-Доржи Анударин, 1953. К познанию водоемов и гидрофауны восточной и северной Монголии (автореф. канд. дисс.), Иркутск.

Жадин В. И., 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР, Изд-во АН СССР.

Кожов М. М., 1946. Байкальские моллюски в оз. Косогол (Монголия), ДАН СССР, т. 52, № 4.

Леванидова И. М., 1947. К фауне ручейников оз. Косогол, ДАН СССР, т. 55, № 6.

Линдгольм В. А., 1929. Первые моллюски (Gastropoda) из оз. Косогол, в северо-западной Монголии, ДАН, т. 13, сер. А.

Никольский Г. В., 1947. О роде Hemiculter в бассейне Амура, ДАН СССР, т. 56, № 7.— 1948. Река Амур и ее пресноводные рыбы, изд. МОИП, М.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ СОМАТИЧЕСКОЙ МУСКУЛАТУРЫ ЗЕМНОВОДНЫХ В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ СУЩЕСТВОВАНИЯ ВИДА

Б. П. УШАКОВ

Лаборатория общей и клеточной физиологии (зав.— член-корр. АН СССР проф. Д. Н. Насонов) ЗИН АН СССР

Исследование теплоустойчивости различных клеток и тканей организма представляет интерес с двух точек зрения. С одной стороны, систематическое накопление экспериментального материала позволит дать определенную цитофизиологическую характеристику вида. С другой стороны, изучение теплоустойчивости тканей и сопоставление ее с температурным режимом, в котором живет организм в естественных условиях, должно показать, в какой мере температурную адаптацию целого организма можно объяснить прямым приспособлением всех клеток животного к определенным температурам.

В литературе нам известна только одна работа, посвященная изучению теплоустойчивости клеток,— работа В. Я. Александрова (1952), выполненная на мерцательном эпителии различных животных. Автор определял минимальную температуру, при которой происходит прекращение мерцательного движения при 5-минутном нагреве ткани. Сравнение полученных данных позволило установить биологически важную закономерность, согласно которой теплоустойчивость эпителия пойкилотермных животных находится в соответствии с температурой среды их обитания в активный период жизни. Одновременно с этой закономерностью был обнаружен удивительный факт одинаковой термостабильности эпителия различных экземпляров озерной лягушки (Rana ridibunda Pall.), пойманных в Ленинграде, Харькове, Симферополе и Нальчике.

Придавая работе В. Я. Александрова принципиальное значение, мы решили повторить ее на соматической мускулатуре земноводных.

Методика наших опытов отличалась не только изменениями, связанными с применением другого объекта, но и самим приемом исследования. Как уже указывалось, В. Я. Александров использовал в качестве характеристики теплоустойчивости эпителия ту наименьшую температуру, которая вызывает прекращение мерцания после 5-минутного воздействия. Однако такое сравнение отдельных точек кривой чувствительности разных объектов допустимо лишь в том случае, если кривые располагаются более или менее параллельно, в результате чего сравнение при различных сроках воздействий или при различных температурах должно дать одинаковый результат. Поскольку точное расположение кривых неизвестно, нам казалось необходимым не ограничиваться сопоставлением теплоустойчивости в какой-либо узкой зоне температур, но произвести анализ в широком диапазоне температурного воздействия.

Изолированные из организма мышцы при соблюдении известных условий (влажности, температуры) продолжают жить в течение многих часов и даже нескольких суток. В этом легко убедиться экспериментально, так как в ответ на раздражение электрическим током наблюдается сокращение мышцы. При действии различных агентов, в том числе и повышенной температуры, время жизни изолированной мышечной ткани сокращается, и она начинает терять свою возбудимость значительно раньше, чем в отсутствие действия этого агента. Таким образом, скорость потери возбудимости является практически очень удобным мерилом физиологического или повреждающего действия разнообразных агентов на мышечную ткань. При этом для характеристики действия агента вначале экспериментально устанавливается время развития невозбудимости (t — в минутах), которое затем, по предложению Д. Н. Насонова (1948), используется для вычисления относительной скорости потери возбудимости (V) по формуле $V = \frac{1}{t} \cdot 10000$.

Изучение скорости наступления невозбудимости мышц при различных температурах представляет тем больший интерес, что позволяет понять физиологический механизм действия повышенной температуры на мышечную ткань. Для этой цели нами совместно с С. В. Гастевой (Ушаков и Гастева, 1953) было предложено построение полулогарифмического графика, по оси абсцисс которого откладывается температура, а по оси ординат — логарифм скорости развития невозбудимости. На таком графике зависимость скорости потери возбудимости мышц от температуры для изученных в настоящее время видов животных имеет вид изломанной линии, схематически изображенной на рис. 1. Удобство полулогарифмического графика заключается в том, что прямолинейные участки изображаемой зависимости обладают постоянным температурным коэффициентом Вант-Гоффа (Q_{10}), который пропорционален углу наклона прямолинейного участка к оси абсцисс. Учитывая, что каждый физико-химический процесс имеет характерную для него величину Q_{10}, можно считать, что разные наклоны прямолинейных участков в области высоких и низких температур указывают на различные причины исчезновения возбудимости в обеих зонах температурного воздействия, или, иначе говоря, указывают на различный механизм в действии низких и высоких температур.

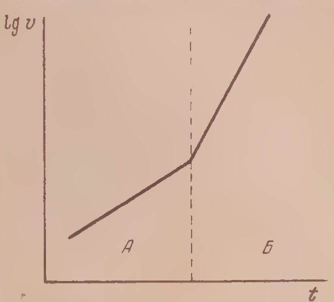


Рис. 1. Схема графического изображения влияния температуры на скорость потери возбудимости мышечной ткани. На оси абсцисс — температура в °С, на оси ординат — логарифм скорости потери возбудимости

А — влияние температуры на переживание изолированных мышц, *Б* — раздражающее действие температуры

В области высоких температур Q_{10} скорости развития невозбудимости очень велик и численно равен 150—1 000 000. Для большинства физико-химических реакций его величина колеблется от 1 до 3. Денатурация белка отличается от только что указанных реакций очень большим значением температурного коэффициента, поэтому мы считаем, что причина потери возбудимости в этой области связана с денатурацией мышечных протеинов. К аналогичному выводу пришли также В. П. Буткевич (1948) и С. Н. Романов (1949), которые на примере портняжной мышцы травяной лягушки убедительно показали, что раздражающее действие температуры непосредственно связано с денатурацией белков мышечного волокна. Эта точка зрения находит себе подтверждение и в старых опытах Вернона (H. M. Vernon, 1899) и Фюрта (O. Fürth, 1919), установивших почти точное совпадение температуры коагуляции изолированных мышечных белков с температурой, вызывающей возбуждение на целой мышце. Все эти данные показывают, что кривая чувствительности мышц в области высоких температур характеризует собой раздражающее действие температуры и определяется теплоустойчивостью белкового субстрата мышечных волокон.

Что касается потери возбудимости мышечной ткани в зоне низких температур, то, по нашему мнению, она связана с методикой работы на изолированном препарате мускулатуры. Дело в том, что при изоляции мышцы из организма, несмотря на соблюдение всех предосторожностей, мышцы со временем теряют способность отвечать сокращением на электрическое раздражение и погибают. Обычно причину гибели изолированных тканей связывают либо с накоплением вредных продуктов обмена, либо с израсходованием имеющихся в тканях питательных веществ. Весьма вероятно, что конкретные причины гибели мышц в разных случаях различны, но все они зависят от температуры, поэтому наклон нижнего прямолинейного участка указывает на величину Q_{10} умирания изолированной мышцы для каждого частного случая.

Таким образом, мы полагаем, что в области низких температур на полулогарифмическом графике отражено влияние температуры на скорость умирания мышцы при изоляции ее из организма. Отсюда следует, что эта часть графика характеризует собой не физиологическое свойство, присущее мускулатуре целого организма, но определяется теми свойствами мышечной ткани, от которых зависит продолжительность ее жизни в условиях изоляции, или, другими словами, определяется методическими условиями опыта. Поэтому, несмотря на биологический интерес, который представляет собой чувствительность мышц в области более низких температур, при изложении экспериментальных данных мы ограничимся сравнением лишь верхних участков кривых, характеризующих теплоустойчивость мышц различных животных.

Методика

Исследование проведено на мускулатуре восьми видов земноводных: на портняжной мышце шести видов жаб и лягушек и на прямой мышце живота двух видов тритонов. Перечисление амфибий, с которыми мы работали, дано в соответствующих таблицах, где указано также место, где они были пойманы. Большинство опытов было

поставлено в полевых условиях на «свежих» животных, просидевших в неволе не более нескольких дней.

Методика наших опытов сводилась к определению времени потери возбудимости изолированных мышц при различных температурах. Для этой цели мышцы опускались в сосуд Дюара, в котором находился раствор Рингера, нагретый до определенной температуры, заменяющий мышцам плазму крови. Постоянство температуры в сосуде поддерживалось с точностью ±0,1° — 2° — в области высоких температур и ±0,5 — в области более низких температур. Обычно при каждой температуре ставилось пять-десять опытов, и затем высчитывалось среднее время потери возбудимости.

Возбудимость мышц определялась с помощью обычной индукционной катушки, в первичную цепь которой были включены батареи (4,5 вольта). Определение производилось периодически, для чего мышцы на несколько секунд извлекались из сосуда Дюара и укладывались на серебряные электроды раздражающей цепи. Отсутствие видимого ответа при сдвинутых катушках рассматривалось нами как полная потеря возбудимости, и соответствующее ей время от начала нагревания записывалось в протокол. По цитированной выше формуле высчитывалась относительная скорость потери возбудимости, величина которой затем наносилась на полулогарифмический график.

Общий план работы заключался в сопоставлении теплоустойчивости мускулатуры у систематически близких видов, резко отличающихся по условиям своего обитания, а также в сравнении теплоустойчивости мышц у особей одного и того же вида, адаптированных к разным микроклиматическим условиям.

Результаты опытов

Результаты 345 опытов с мускулатурой бесхвостых амфибий сведены в табл. 1, которая дает представление о полученном нами цифровом материале. В соответствии с тем, что было нами сообщено выше, у всех объектов с увеличением температуры срок жизни мышц прогрессивно сокращается. Так, например, время потери возбудимости портняжной мышцы травяной лягушки (Rana temporaria L.) при 32° равно 268 мин., а при 40° — всего лишь 2,8 мин.

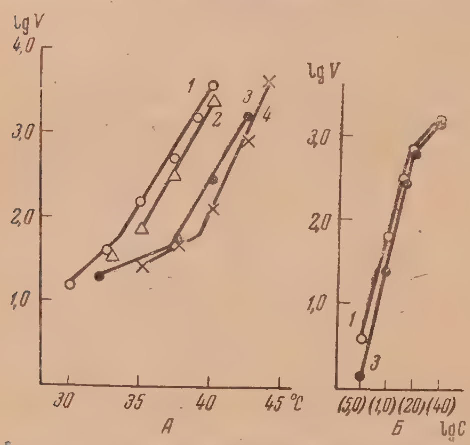


Рис. 2. Кривые температурной чувствительности (*А*) и чувствительности к этиловому спирту (*Б*) мускулатуры лягушек

1—Rana temporaria L., *2* — R. macrocnemis Blgr., *3* — R. ridibunda Pall., *4* — Hyla arborea (L.). На оси ординат — логарифм скорости потери возбудимости, на оси абсцисс: рис. *А*—температура, рис. *Б* — логарифм концентрации спирта. В скобках даны числовые значения концентрации в процентах, но не их логарифмы

Графическое изображение температурной чувствительности мышечной ткани четырех видов лягушек представлено на рис. 2, *А*. Как видно из рисунка, правые участки кривых обладают более или менее одинаковым наклоном и располагаются почти параллельно. Такое расположение кривых указывает на незначительные вариации числового значения Q_{10} у мускулатуры всех четырех видов лягушек (табл. 1).

Наиболее термолабильной мускулатурой обладает травяная лягушка (Rana temporaria L.). Ее кривая располагается в левой части графика, что соответствует относительно более быстрой потере возбудимости по сравнению с мышечной тканью других видов. Этот результат совпадает с литературными данными, касающимися целых животных, показывающими, что по сравнению с квакшей (Hyla arborea L.) и озерной лягушкой (Rana ridibunda Pall.) травяная лягушка является наиболее холодолюбивым видом (Никольский, 1918; Банников, 1943). Что касается малоазиатской лягушки (Rana macrocnemis Blgr.), то литературные данные об оптимальной для нее температуре отсутствуют. Однако есть все основания считать, что промежуточное положе-

Таблица 1

Среднее время развития полной невозбудимости мускулатуры бесхвостых амфибий при различных температурах

№ п/п	Вид	Место обитания	Q_{10} раздражающего действия т-ры	Среднее время полной потери возбудимости в минутах при т-ре						Время полной потери возбудимости при некоторых т-рах
				32°	35°	37,5°	40°	42,5°	45°	
1	Rana temporaria L.	Ленинград	550	268	68,2	21,6	2,8	—	—	30°—667 мин., 39°—6,5 мин.
2	R. macrocnemis Blgr.	Сухуми	830	—	152	34	4,6	—	—	33°—333 мин.
3	Hyla arborea (L.)	„	5020	—	342	202	75,2	12,5	—	44°—2,25 мин.
4	Rana ridibunda Pall.	Московская обл.	1000	622	355	194	47,0	6,7	—	23°—1365 мин.
5	„ „ „	Пятигорск	1000	422	343	200	41,4	6,4	—	23°—1417 мин.
6	„ „ „	Карадаг (Крым)	1000	518	343	176	36,2	6,2	—	13°—5498 мин.
7	„ „ „	Аджикабул (Баку)	1000	—	—	—	40,3	8,3	1,0	38,5°—82 мин., 44°—2,7 мин., 25°—1050 мин.
8	Bufo bufo bufo (L.)	Ленинград	4000	—	298	122	22,5	1,8	—	22°—1200 мин.
9	B. bufo verrucosissima Pall.	Сухуми	4000	—	219	132	24,5	2,0	-	23°—1598 мин.
10	B. viridis Laur.	Карадаг (Крым)	40800	—	297	200	103,5	6,0	0,5	13°—7667 мин.
11	„ „ „	Баку	40800	—	—	168	84,0	8,0	0,5	

ние теплоустойчивости ее мускулатуры (между травяной и озерной лягушкой) соответствует промежуточному температурному режиму, в котором живет это животное. От травяной лягушки она отличается распространением в более южных широтах (Терентьев и Чернов, 1949), а от озерной лягушки тем, что живет в более затененных и прохладных местах.

Наиболее теплоустойчивой оказалась мускулатура квакши — ее кривая располагается в зоне самых высоких температур. Из всех видов лягушек, подвергнутых исследованию, она, безусловно, является самой теплоустойчивой. На это указывают как ее географическое распространение (Терентьев и Чернов, 1949), так и возможность жизни квакши на безлесных, выжженных солнцем участках (Шелковников, 1911).

В результате сравнения теплоустойчивости мышечной ткани различных видов лягушек оказалось, что более термофильные виды обладают более устойчивой к перегреву мышечной тканью. По степени нарастания теплоустойчивости мышц исследованных нами лягушек можно расположить в следующий ряд: травяная лягушка, малоазиатская лягушка, озерная лягушка, квакша. В цитированной выше работе Вернона также имеется экспериментальный материал, характеризующий порог раздражающего действия температуры (порог контрактурного сокращения и порог потери возбудимости) для многих мышц травяной и прудовой лягушек (Rana temporaria L. и Rana esculenta L.). Его данные показывают, что мускулатура более теплолюбивой прудовой лягушки способна переносить значительно более сильное нагревание (на 3 и даже на 8°). Отсюда можно заключить, что обнаруженная нами закономерность не объясняется случайным выбором объектов, а распространяется также на мускулатуру других видов лягушек.

Для выяснения роли клеток в процессе приспособления видов к высоким температурам большой интерес представляет вопрос, в какой мере описанное повышение стабильности мышц специфично только для действия температуры и не может быть рассмотрено как увеличение общей стойкости мускулатуры к любому повреждающему воздействию. С этой целью были поставлены специальные опыты по исследованию чувствительности мускулатуры травяной и озерной лягушек к этиловому спирту. В этих опытах изучалась скорость потери возбудимости мышц при различных концентрациях спирта[1]. Полученные в эксперименте числовые значения скоростей использованы для построения графика на рис. 2, *Б*. Сопоставление обеих кривых выявляет некоторое различие чувствительности мышц в зоне слабых концентраций спирта, где мышцы озерной лягушки оказываются более стойкими к воздействию этилового спирта. Однако в зоне более сильных концентраций, вызывающих повреждение мышцы, оба объекта обладают практически одинаковой чувствительностью. Сочетание одинаковой повреждаемости спиртом с различной теплоустойчивостью мускулатуры травяной и озерной лягушек представляет принципиальный интерес. Оно показывает, что понижение чувствительности мышц к высокой температуре у более теплолюбивых видов объясняется не общей стабилизацией протоплазмы ко всякому воздействию, но должно рассматриваться как специальное приспособление к перегреванию организма.

После установления определенного соответствия теплоустойчивости мышц различных видов лягушек с условиями среды их обитания было интересно выяснить, какова теплоустойчивость мускулатуры лягушек одного и того же вида, адаптированных к различным экологическим условиям.

Из всех изученных нами видов Rana ridibunda Pall. обладает наиболее широким ареалом. Всего было поставлено четыре серии опытов с экземплярами, пойманными в окрестностях Москвы, в долине р. Кумы (Пяти-

[1] Методика работы со спиртом подробно описана в статье Н. Г. Лопатиной, Б. П. Ушакова и Е. А. Шапиро (1953) и принципиально не отличалась от работы с различными температурами.

горск), в районе р. Отузки (восточный берег Крыма) и у сильно перегреваемого в летние месяцы оз. Аджикабул в Ширванской степи (Азербайджан).

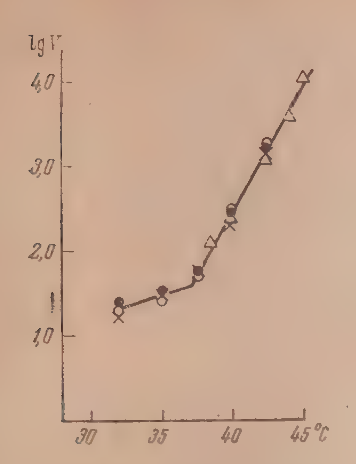


Рис. 3. Полное совпадение кривых температурной чувствительности мускулатуры Rana ridibunda Pall. из Московской области (крестики), из Пятигорска (черные кружки), из Крыма (белые кружки) и из Баку (треугольники)

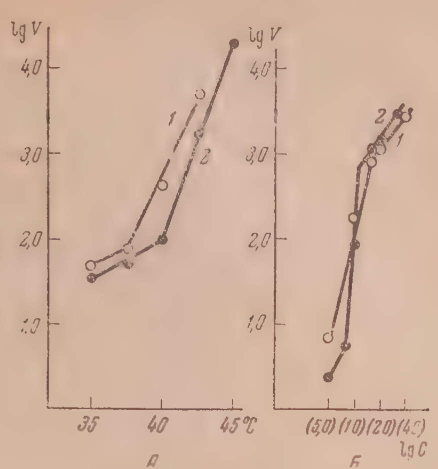


Рис. 4. Кривые температурной чувствительности (*А*) и чувствительности к этиловому спирту (*Б*) мускулатуры жаб

1 — Bufo bufo (L.), *2*—B. viridis Laur. Остальные обозначения те же, что на рис. 2

Несмотря на различие климатических и микроклиматических условий, в которых обитали пойманные нами животные, их мускулатура обладала одинаковой теплоустойчивостью. Об этом можно судить по цифровому материалу, представленному в табл. 1, а также по полному совпадению кривых на рис. 3. Таким образом, теплоустойчивость мускулатуры озерной лягушки является весьма постоянным видовым признаком. По данным А. Г. Банникова (1943) и А. Г. Банникова и М. Н. Денисовой (1943), верхняя граница температурного оптимума озерной лягушки в опытах с аппаратом Гертера также довольно постоянна и мало зависит от местообитания животного. Так, например, авторами было установлено, что верхняя граница температурного оптимума озерных лягушек из Московской области равна 28°, а из южного Дагестана 28,5°.

Для проверки приложимости обнаруженных закономерностей к мускулатуре других семейств земноводных часть опытов была поставлена на портняжной мышце обыкновенной и зеленой жаб (Bufo bufo L. и Bufo viridis Laur.).

Как видно из рис. 4, *А*, портняжная мышца зеленой жабы оказалась более теплоустойчивой по сравнению с мышцей обыкновенной жабы. Такая высокая теплоустойчивость мышц зеленой жабы неудивительна, так как это животное способно гораздо лучше обыкновенной жабы переносить засуху (Банников, 1948), может жить в пустыне (Терентьев и Чернов, 1949) и даже было найдено А. М. Никольским (1918) в горячих источниках Алтая с температурой воды, равной 39°.

Резкое различие в теплоустойчивости мускулатуры двух видов жаб, так же как и у лягушек, сочетается с очень незначительным различием их чувствительности к токсическим концентрациям этилового спирта (рис. 4, *Б*). При этом мышцы Bufo viridis Laur. оказываются даже несколько более чувствительными по сравнению с мышцами у Bufo bufo L. Эти данные еще раз показывают, что видовое различие в теплоустойчивости мускулатуры является избирательным приспособлением вида к температурному режиму окружающей среды.

Сравнение кривых температурной чувствительности мышц одного и того же вида жаб, отличающихся своим местообитанием, было проведено на обоих видах. На рис. 5, *А* показано отсутствие разницы в теплоустойчивости мус-

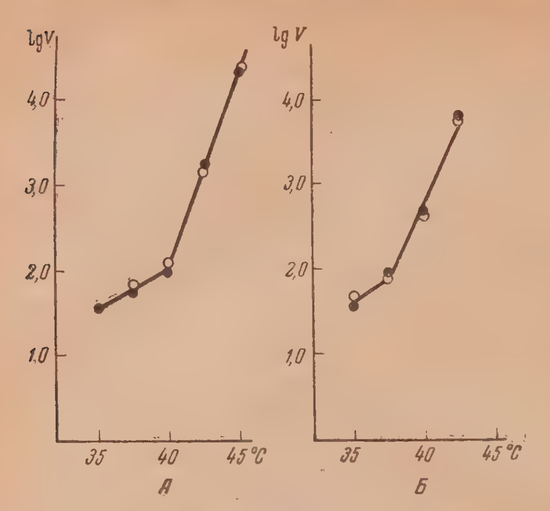


Рис. 5. Кривые температурной чувствительности мускулатуры жаб

А — Bufo viridis Laur. из Крыма (черные кружки) и Баку (белые кружки), *Б* — В. bufo bufo (L.) из Ленинграда (черные кружки) и В. bufo verrucosissima Pall. (белые кружки)

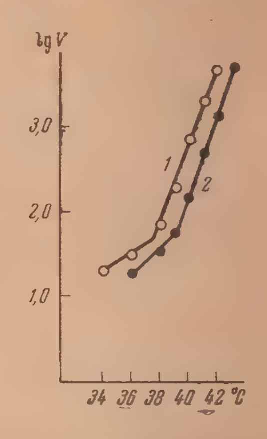


Рис. 6. Кривые температурной чувствительности мускулатуры Triturus vulgaris (L.) (*1*) и Т. vittatus (Jen.) (*2*)

кулатуры зеленых жаб, взятых из Крыма и Баку. Несмотря на территориальное отдаление этих районов, весьма вероятно, что температура среды обитания обеих форм заметно не отличается. Совсем иначе в этом отношении обстоит дело в опытах с обыкновенными жабами, так как последние были не только из отдаленных географических районов, резко отличающихся своими климатическими условиями, но и относились к двум разным подвидам: Bufo bufo bufo (L.) из Ленинградской области и Bufo bufo verrucosissima Pall. из Сухуми. Тем не менее оба подвида обладают с о в е р ш е н н о о д и н а к о в о й чувствительностью мышц к температуре (рис. 5, *Б*). Эти факты указывают на то, что теплоустойчивость мускулатуры является хорошим систематическим видовым признаком земноводных.

Заканчивая описание экспериментального материала, мы остановимся еще на двух сериях опытов, посвященных сравнению теплоустойчивости прямой мышцы живота обыкновенного и малоазиатского тритонов (Triturus vulgaris L. и Triturus vittatus Jen.). Результаты опытов сведены в табл. 2 и рис. 6 и показывают, что термостабильность мышц малоазиат-

Таблица 2

Среднее время развития полной невозбудимости мускулатуры тритонов при различных температурах

№ п/п	Вид	Место обитания	Q_{10} скорости потери возбудимости	Среднее время полной потери возбудимости в минутах при т-ре								
				21°	34°	36°	38°	39°	40°	41°	42°	43°
1	Triturus vulgaris (L.)	Ленинградская обл.	36 400	—	488	325	136	50,3	13,4	4,8	2,2	—
2	T. vittatus (Jen.)	Батуми	129 000	1540	—	531	285	180	63,9	19,0	7,1	1,75

ского тритона хотя и не очень сильно, но отчетливо превышает устойчивость мышечной ткани обыкновенного тритона. К сожалению, мы не имеем данных о сравнительной теплоустойчивости этих видов, но распространение Triturus vittatus Jen. в более южных широтах позволяет думать, что и у обоих видов тритонов теплоустойчивость мускулатуры также находится в соответствии с условиями существования вида.

Обсуждение результатов

В начале работы мы указывали, что сравнение теплоустойчивости мускулатуры по одной точке кривой, как это предложено В. Я. Александровым, возможно только в том случае, если кривые чувствительности располагаются более или менее параллельно. Весь имеющийся фактический материал убеждает нас в том, что в случае изображения температурной чувствительности мышечной ткани систематически близких видов животных перекреста кривых не происходит и такой метод сравнения вполне себя оправдывает. Однако у мышц земноводных из разных семейств наклон кривых значительно варьирует. Поэтому при сравнении теплоустойчивости мускулатуры систематически отдаленных видов земноводных нельзя ограничиваться каким-либо о д н и м в р е м е н е м действия или о д н о й т е м п е р а т у р о й, а надо исследовать скорость потери возбудимости мышц в более или менее широком диапазоне температур. Например, кривые температурной чувствительности мышц малоазиатского тритона и озерной лягушки перекрещиваются приблизительно при 42°. В результате получается, что при перегревании мышц выше 42° теплоустойчивее оказывается мускулатура малоазиатского тритона и, наоборот, в зоне более низких температур стабильнее оказывается мускулатура озерной лягушки.

Описанное колебание наклона кривых температурной чувствительности отражает вариации Q_{10} раздражающего действия температуры у разных объектов. Мы уже отмечали, что его величина имеет принципиальное значение для решения вопроса о причине гибели мышц при их перегревании, поскольку наличие высоких величин Q_{10} указывает на доминирующую роль белков в процессе.

Несмотря на большие колебания температурного коэффициента у разных земноводных, его величина всегда несоизмеримо больше Q_{10} других физических и химических процессов и лежит в пределах от 500 до 129 000 (табл. 1 и 2). Таким образом, полученный нами материал является новым подтверждением денатурационной теории раздражающего действия повышенной температуры. Согласно этой точке зрения, более подробно изложенной во введении, причина потери возбудимости лежит в денатурации белков мышечного волокна. Это, в свою очередь, означает, что обсуждаемые нами кривые температурной чувствительности должны быть рассмотрены как своеобразная биохимическая характеристика мышечной ткани, связанная с теплоустойчивостью ее белковой структуры.

Более теплоустойчивые виды земноводных имеют, как правило, более высокое цифровое значение температурного коэффициента. Так, во всех трех сравниваемых случаях (рис. 2, *А*, 4, *А* и 6) наиболее устойчивая мускулатура обладает и более высоким Q_{10} (табл. 1 и 2). К сожалению, биологический смысл этого явления остается пока неясным.

В работе В. Я. Александрова было отмечено, что теплоустойчивость мерцательного эпителия у озерной лягушки не зависит от климатических условий, в которых обитает животное. Наши опыты с теплоустойчивостью мускулатуры земноводных подтверждают это наблюдение как для мышечной ткани озерной лягушки, так и для некоторых других видов земноводных. Особенно неожиданным явилось обнаружение одинаковой температурной чувствительности мускулатуры двух жаб, относящихся к двум подвидам: Bufo bufo bufo (L.) и Bufo bufo verrucosissima Pall. Эти

подвиды обыкновенной жабы значительно различаются не только по своей экологии, но и морфологически, что дало основание авторам прошлого столетия считать их даже самостоятельными видами (P. S. Pallas, 1813; E. Eichwald, 1831, и др.). Нам кажется, что наши опыты подтверждают точку зрения современных зоологов, которые не видят принципиальной разницы между обоими подвидами обыкновенной жабы и относят их к одному виду. Таким образом, изучение теплоустойчивости ткани может оказаться полезным для решения некоторых вопросов систематики. В этом отношении исследование теплоустойчивости мерцательного эпителия, начатое В. Я. Александровым, кажется нам особенно перспективным, так как не требует от исследователя, кроме микроскопа и термометра, никакой специальной аппаратуры.

Относительная независимость теплоустойчивости мускулатуры от местообитания животного показывает, что приспособления организма к разному температурному режиму окружающей среды нельзя понимать упрощенно — как результат п р я м о г о приспособления всех клеток животного к данным условиям. Если бы было действительно обнаружено изменение теплоустойчивости мышц при приспособлении вида к определенным климатическим условиям, это означало бы, что в процессе адаптации происходит значительная перестройка интимных биохимических процессов и, в частности, самих мышечных белков. Как можно судить по нашим опытам с земноводными, в естественных условиях можно наблюдать обратное явление. Приспособление вида к новым микроклиматическим условиям достигается не ценой обязательного изменения всех клеток организма, но более «дешевым» для организма способом, с сохранением относительного постоянства физиологических свойств ряда тканей (мышечной, эпителиальной). Смерть амфибий от перегревания происходит не потому, что перестают функционировать эпителий или мышцы, а вследствие нарушения координирующей роли нервной системы (E. Babak, 1907, и др.). Поэтому следует думать, что адаптация организма к повышенным температурам должна быть связана в первую очередь с увеличением теплоустойчивости нервной системы, а не каких-либо других тканевых элементов. Однако приспособление к новым климатическим условиям совсем еще не означает обязательного изменения теплоустойчивости нервной системы, так как можно допустить, что оно может также выражаться в способности животных существовать в новых условиях практически при тех же температурах, что и прежде. Подобная адаптация может быть достигнута, с одной стороны, за счет поведения животного, перемещающегося в зону оптимальных температур и вырабатывающего более сложные рефлексы — закапывания, рытья нор и т. д. (Сергеев, 1939), и, с другой стороны, посредством смещения цикла развития суточного ритма активности, способности впадать в спячку и т. д.

Последующие опыты по изучению теплоустойчивости целых организмов должны решить, какой из перечисленных способов адаптации имеет место в каждом конкретном случае [2].

Таким образом, полученный нами экспериментальный материал показывает, что температурная чувствительность мышц является довольно постоянной и удобной физиологической характеристикой вида. На ряде примеров мы убедились, что систематически близкие виды обладают неодинаковой устойчивостью мышечной ткани к перегреванию. При этом выяснилось, что теплоустойчивость мускулатуры близких видов амфибий находится в определенном соответствии с температурой среды обитания вида: теплолюбивые обладают большей устойчивостью мышечной ткани.

---

[2] Отсутствие существенного различия в верхней границе температурного оптимума активности озерных лягушек из-под Москвы и из Дагестана (Банников, 1943) позволяет предполагать, что в данном случае приспособление к разным микроклиматическим условиям происходит без очень резких изменений температурного режима среды их обитания.

Такое же соотношение было обнаружено на мерцательном эпителии пойкилотермных животных В. Я. Александровым. Это совпадение закономерностей в обоих случаях тем более интересно, что по сравнению с мускулатурой мерцательный эпителий того же вида животных оказывается более устойчивым к действию повышенных температур (табл. 3).

Таблица 3

Сравнение теплоустойчивости соматической мускулатуры и мерцательного эпителия

№ п/п	Вид животного	Минимальная т-ра в °С, вызывающая через 5 мин. потерю возбудимости мышц	Минимальная т-ра в °С, вызывающая через 5 мин. остановку мерцательного эпителия (по В. Я. Александрову)
1	Rana temporaria L.	39,6	41,7
2	R. ridibunda Pall.	42,8	44,3—44,8
3	Bufo bufo (L.)	41,6	43,2
4	Triturus vulgaris (L.)	41,0	43,7

Бо́льшую теплоустойчивость мышц теплолюбивых видов нельзя рассматривать как общее повышение стойкости тканей организма к любому виду повреждения, так как по отношению к большим концентрациям этилового спирта существенных различий в чувствительности обнаружить не удается. Результат опытов со спиртом убедительно показывает, что изменение температурной чувствительности является избирательным приспособлением клеток животного к окружающим условиям, т. е. своеобразной адаптацией организма к повышенной температуре. Другими словами, экспериментальные данные В. Я. Александрова и наши устанавливают прямое клеточное приспособление вида к условиям существования.

По нашему мнению, это приспособление непосредственно связано с изменением клеточной белковой структуры и должно рассматриваться как сложная биохимическая адаптация вида к температурному режиму среды обитания организма. Косвенное подтверждение такого толкования экспериментального материала можно видеть в аналогичном адаптивном изменении теплоустойчивости некоторых пищеварительных ферментов и каталазы рыб, которое было установлено П. А. Коржуевым и Х. С. Коштоянцем (1934), П. А. Коржуевым (1936) и Т. И. Привольневым (1953).

Принимая во внимание принципиальную важность проблемы эволюции внутриклеточной белковой структуры, мы собираемся в дальнейшем продолжить и расширить экспериментальный анализ обнаруженных нами явлений и дополнить его соответствующими биохимическими доказательствами. Если сделанные нами выводы будут подтверждены этими опытами, то в руках исследователей окажется очень простой метод изучения одной из сложнейших проблем современной биологии — проблемы экологической адаптации белковой структуры тканей.

В заключение мне хотелось бы принести глубокую благодарность лаборанту нашей лаборатории Тамаре Алексеевне Джамусовой за повседневную помощь, которую она оказывала при выполнении настоящей работы.

Выводы

1. При сравнительно-физиологическом изучении теплоустойчивости мускулатуры удобно пользоваться кривыми, характеризующими скорости потери возбудимости мышц в широком диапазоне температур. В случае исследования систематически близких видов животных кривые распола-

гаются более или менее параллельно, и поэтому можно ограничиваться методом В. Я. Александрова (1952) и сравнивать минимальные температуры, вызывающие потерю возбудимости через 5 мин. или в какой-нибудь другой, но тоже короткий срок.

2. Теплоустойчивость мускулатуры земноводных одного и того же вида относительно постоянна и является физиологической характеристикой вида.

3. Теплоустойчивость мускулатуры различных видов земноводных неодинакова и находится в соответствии с температурой среды обитания вида. Это различие является специфическим по отношению к тепловому воздействию и не распространяется на чувствительность мышц к большим концентрациям этилового спирта.

4. Аналогичные данные были получены В. Я. Александровым на мерцательном эпителии пойкилотермных животных, поэтому можно думать, что обнаруженные закономерности имеют общебиологическое значение. Они, с одной стороны, показывают, что организм нельзя рассматривать как простую сумму составляющих его клеток и, с другой стороны, обнаруживают наличие прямого приспособления клеток к условиям существования организма. Последнее мы объясняем адаптивными изменениями белковой структуры различных тканей.

Литература

Александров В. Я., 1952. О связи между теплоустойчивостью протоплазмы и температурными условиями существования, ДАН СССР, т. 88, № 1.

Банников А. Г., 1943. Экологические условия активности бесхвостых амфибий как фактор, ограничивающий ареал вида, Зоол. журн., т. XXII, вып. 6.— 1948. О колебании численности бесхвостых амфибий, ДАН СССР, т. 61, № 1.

Банников А. Г. и Денисова М. Н., 1943. Суточный цикл активности озерной лягушки (Rana ridibunda) в условиях Южного Дагестана, Зоол. журн., т. XXII, вып. 1.

Буткевич В. П., 1948. Действие термического раздражителя на мышечную ткань лягушки, Вестн. ЛГУ, № 1.

Коржуев П. А., 1936. Влияние высокой температуры на трипсин теплокровных и холоднокровных позвоночных животных, Физиол. журн. СССР, т. 21, вып. 3.

Коржуев П. А. и Коштоянц Х. С., 1934. Материалы к сравнительной физиологии пищеварительных ферментов, Зоол. журн. т. XIII, вып. 1.

Лопатина Н. Г., Ушаков Б. П. и Шапиро Е. А., 1953. Соотношение структурных и функциональных изменений при местном стойком возбуждении мышц у беспозвоночных, Вестн. ЛГУ, № 1.

Насонов Д. Н., 1948. Контрактуры поперечно-полосатых мышц, полученные действием изоамилового спирта, ДАН СССР, т. 63, № 5.

Никольский А. М., 1918. Фауна России, т. 1. Земноводные.

Привольнев Т. И., 1953. Влияние температуры и солнечного света на активность каталазы рыб, Изв. ВНИОРХ, т. 33.

Романов С. Н., 1949. Влияние предварительного нагревания мышц на величину связывания ими красителя, ДАН СССР, т. 66, № 2.

Сергеев А. М., 1939. Температуры пресмыкающихся в естественных условиях, ДАН СССР, т. 22, № 1.

Терентьев П. В. и Чернов С. А., 1949. Определитель пресмыкающихся и земноводных, Изд-во «Сов. наука», М.

Ушаков Б. П. и Гастева С. В., 1953. Температурный коэффициент термонаркоза соматической мускулатуры, ДАН СССР, т. 88, № 6.

Шелковников А. Б., 1911. Поездка в Зувант в июле 1906 года, Изв. Кавказск. музея, т. V, Тифлис.

Babak E., 1907. Untersuchungen über die Wärmelähmung und die Wirkung des Sauerstoffmangels bei Rana fusca und Rana esculenta, Ztrbl. f. Physiol. Bd. 21, Nr. 1.

Eichwald E., 1831. Zoologie specialis, III, Vilnae.

Fürth O., 1919. Die Kolloidchemie des Muskels und ihre Beziehungen zu den Problemen der Kontraktion und der Starre, Ergebnisse d. Physiol., Bd. 17.

Pallas P. S., 1813. Animalia Monocardia sen frigidi sanquinis imperii Rosso-Asiatici III.

Vernon H. M., 1899. Heat rigor in cold-blooded animals, J. of Physiol., vol. 24, No. 1.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

РОЛЬ МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ В РАЗВИТИИ КОЛОНИАЛЬНОСТИ У ПТИЦ

Л. О. БЕЛОПОЛЬСКИЙ

Зоологический институт АН СССР

За последние 20 лет наша зоологическая литература пополнилась значительным числом работ, посвященных изучению экологии различных колониальных птиц, в частности морских северных видов, населяющих так называемые «птичьи базары». Эти работы вместе с многолетними эколого-орнитологическими исследованиями автора позволяют расширить наши представления в вопросе развития колониальности у птиц, освещая их с позиций мичуринской биологии. При этом наибольшего интереса заслуживает выяснение роли межвидовых взаимоотношений и взаимосвязей, что и составляет задачу настоящей статьи.

В природе обычно преобладает смешанный тип колониального гнездования, т. е. такой, когда гнездовая колония населяется двумя или несколькими видами одновременно. Например, «птичьи базары» Мурманского побережья, как правило, населены двумя видами кайр (Uria aalge Pont. и U. lomvia Linn.), чайкой-моевкой (Rissa tridactyla Linn.), отчасти атлантической гагаркой (Alca torda Linn.) и тупиком (Fratercula arctica arctica Linn.). Здесь же или в непосредственной близости от колонии можно найти отдельные гнезда серебристой и морской чаек (Larus argentatus argentatus Pont. и L. marinus Linn.), атлантического чистика (Cepphus grylle grylle Linn.), а иногда гнезда бакланов — длинноносого или большого (Phalacrocorax aristotelis Linn. или Ph. carbo Linn.). «Птичьи базары» Новой Земли менее разнообразны, хотя и представлены несколькими видами. Так, на «базарах» южного острова Новой Земли гнездится в основном короткоклювая кайра (Uria lomvia), в значительном числе — моевка (Rissa tridactyla), много реже — длинноклювая кайра (U. aalge) и единично — полярная чайка (Larus hyperboreus Gunn.), чистик (Cepphus grylle mandtii Licht.) и тупик (Fratercula arctica naumanni Nordm.). На «базарах» северного острова отсутствует длинноклювая кайра, но зато появляется, иногда в значительном количестве (например, в губе Архангельской), малая гагарка (Plotus alle Linn.). Наконец, такие же смешанные колонии характерны и для юга. Например, на о-ве Комсомолец (Аральское море) еще в 1929 г. мы наблюдали среди крупной колонии бакланов (Phalacrocorax carbo) большое число гнезд кудрявого пеликана (Pelecanus crispus Bruch.), а поблизости от них попадались гнезда черноголового хохотуна (Larus ichthyaëtus Pall.) и серебристой чайки (L. argentatus cachinnans Pall.).

Однотипное колониальное гнездование, в котором колония представлена только одним видом, встречается относительно редко и, как правило, на небольших, резко ограниченных участках. Такого типа колонии нам приходилось наблюдать у тупиков (Fratercula arctica naumanni) на о-ве М. Айнов (западное Мурманское побережье), у полярных крачек (Sterna paradisaea Brün.) на Айновых и «Семи Островах» (Мурманское побережье), у короткоклювых кайр (Uria lomvia) на отдельных и обособ-

ленных «базарах» в губе Грибовой (Новая Земля), у моевок (Rissa tridactyla) на вновь образовавшихся в 1941 г. «базарах» на о-ве Харлов (восточное Мурманское побережье — основная территория заповедника «Семь Островов»), у глупышей (Fulmarus glacialis) на Земле Франца-Иосифа (Горбунов, 1932), у полярных чистиков (Cepphus grylle mandtii) на о-ве Генриетта (устное сообщение Л. И. Леонова) и т. д. Однако и здесь в ряде случаев имело место гнездование других видов птиц,— если не на территории, занятой однотипной колонией, то по соседству с ней. Так, центр площадки, сплошь изрытой норами тупиков, иногда представлял собой типичный «городок» (на о-ве М. Айнов) и не был заселен другими видами; но на периферии, где норы тупиков располагались более разреженно, уже встречались гнезда гаги (Somateria mollissima Linn.), серебристых чаек (Larus argentatus) и других птиц. По периферии многих колоний крачек селились те же гаги, серебристые и сизые чайки (Larus canus Linn.). С краю вновь образовавшейся на о-ве Харлов колонии моевок уже в 1947 г. было найдено несколько гнезд серебристых чаек. Наконец, на о-ве Крестоватик в губе Грибовой (Новая Земля), где почти вся его поверхность была занята колонией гаг (Somateria mollissima), достигших здесь чрезвычайно высокой плотности (примерно одно-три гнезда на 1 м² площади острова), имелось два скалистых выступа, на которых гнездились три пары бургомистров (Larus hyperboreus).

Приведенных примеров достаточно, чтобы показать, насколько условно можно понимать «однотипность» колонии; практически мы пока почти не встречаемся с изолированными колониями, представленными каким-либо одним гнездящимся видом. Массовое гнездование того или иного вида в одних случаях создает благоприятные условия для размножения ряда видов (например, хищников), в других — теснит виды, занимавшие эту территорию прежде или соприкасается с ними. Так или иначе, но все это приводит к возникновению иногда совершенно различных взаимоотношений между отдельными видами, составляющими ту или иную колонию или входящими с ней в тот или иной контакт.

Одновременное гнездование нескольких видов в одной колонии отмечалось многими авторами. Некоторые из них считают гнездовую колонию своеобразным «биоценозом», состоящим из нескольких видов, причем каждый вид занимает определенное место для гнездования. Например, для Норвежского побережья Науман (I. F. Naumann, 1903) дает схему распределения отдельных видов птиц на «птичьем базаре». По этой схеме следует, что основная площадь «базара» (все выступы, горизонтальные и наклонные уступы скал) заселяется кайрами (Uria aalge и U. lomvia); на маленьких выступах отвесных скал строят свои гнезда моевки; в щелях и углублениях под камнями отдельными вкраплениями поселяются гагарки, а по верхнему карнизу «базара» в толстом слое торфа роют свои норы тупики. Подобная схема в общем правильна и может быть применена при описании многих «базаров» Мурманского побережья.

Это относительное постоянство гнездования ряда колониальных видов дало повод многим, в том числе современным, авторам сильно схематизировать условия гнездования. Например, схемы-характеристики условий гнездования для чистиковых птиц даны Ю. М. Кафтановским (1941, 1951), для чаек — В. М. Модестовым (1939) и т. д. К подобным схемам следует относиться с большой осторожностью, так как они отражают действительность лишь в данных конкретных условиях и ни в какой мере не могут характеризовать всех возможностей вида. Даже о таком высоко специализированном виде, как тупик, недостаточно сказать, что он всегда гнездится в норах той или иной формы. Если для Мурманского, Норвежского побережий и других южных мест это будет верно, то на Новой Земле тупик гнездится не только в норах, но и в пещерках, а иногда в каменистых россыпях, подобно гагарке или чистику. В еще

большей степени это относится к менее специализированным видам, как кайры, гагарки, чистики и др. Диапазон приспособляемости к тем или иным условиям гнездования у этих видов бывает значительно шире, чем это можно представить какой бы то ни было схемой (см. ниже).

Как мы уже указывали, между отдельными колониальными видами или видами, соприкасающимися с компонентами той или иной колонии, возникают самые различные взаимоотношения. На возникновение этих межвидовых взаимоотношений и взаимосвязей обратили внимание некоторые советские исследователи, изучающие жизнь колониальных птиц. Ю. М. Кафтановский (1938) доказал, что увеличение плотности населения у кайр на «птичьем базаре» влечет за собой уменьшение гибели их яиц и птенцов от хищников и что, наоборот, в разреженных, или, как назвал их автор, в «диффузных», колониях смертность приплода резко возрастает, приводя в отдельных случаях к полной гибели потомства. Правильность сделанных выводов была подтверждена наблюдениями В. М. Модестова (1939) на плотных и «диффузных» колониях моевок и других чаек. Наконец, ту же закономерность мы наблюдали в колониях полярных крачек и гаг. Например, в плотной гагачьей колонии на о-ве Крестоватик (губа Грибова, Новая Земля) в 1947 г. мы отметили наибольшее среднее число яиц в каждом гнезде и наименьший процент полностью разоренных гнезд (7,4%). В разреженных же колониях гаг на других островах в той же губе Грибовой в том же 1947 г. число яиц в гнезде было в среднем на 0,5 яйца меньше, а процент полностью разоренных гнезд резко увеличился (до 27,7%).

Наши наблюдения на «птичьих базарах» позволили выявить новые детали, касающиеся взаимоотношений между хищниками (в основном серебристыми, морскими чайками — на Мурмане и полярными чайками — на Новой Земле) и главными компонентами «базаров» (кайрами и моевками). В годы, когда производили свои наблюдения Ю. М. Кафтановский и В. М. Модестов, «птичьи базары» о-ва Харлов (восточный Мурман) совсем не охранялись (1937 г.), и даже после установления охраны (в 1938 г. здесь был создан заповедник «Семь Островов») в первые 2 года численность их населения почти не увеличивалась. Поэтому наблюдения названных авторов относились ко времени (1937—1939), когда «базары» находились в относительном упадке или в более или менее стабильном состоянии. Нам же удалось наблюдать «базары» в период их восстановления и роста, т. е. в годы быстро возрастающей численности птиц.

Изменение численности поголовья птиц на «базарах» заметно отразилось на взаимоотношениях между хищниками и основными колониальными видами. «Базары», находящиеся в состоянии упадка, разорялись хищниками почти повсюду — в большей степени на разреженных и в меньшей — на плотных участках. На «базарах», резко увеличивших свою численность, центральные участки, благодаря возросшей плотности населения, оказались почти недоступными для хищников. Но зато последние резко усилили свои нападения на периферийные, более разреженные и отдельные диффузные участки базара, подвергая их почти полному разорению. Следовательно, увеличение общей численности гнездовой колонии и особенно образование густо населенных участков (обычно в центральных частях колонии) создают наиболее благоприятные условия для размножения колониальных птиц. В то же время этот процесс образования плотных участков колонии усиливает нападение чаек на более разреженные (обычно периферийные) участки колонии. Поэтому создание плотно населенных колоний у того или иного колониального вида превращается в биологически оправданную необходимость — как наиболее эффективную «защитную» меру против нападения хищников. Многие колониальные виды — кайры, гагарки, глупыши и др. — как в диффузных, так и в плотных колониях в большинстве случаев не оказывают почти

никакого активного сопротивления хищникам. Однако последние, как правило, избегают нападений на плотные гнездовые участки. Другие колониальные виды — крачки, сизые чайки и др.,— наоборот, активно отражают нападение почти любого хищника (не только крупных чаек, но и соколов и др.). Но эффективность подобной защиты также зависит от численности и плотности колоний.

На периферии крупных колоний крачек (Sterna paradisaea) часто селятся гаги, гнезда которых находятся под непосредственной защитой крачек от хищников. В таких гнездах гаги среднее число яиц обычно бывает выше, чем в гнездах, расположенных вдали от колонии крачек. Подобные случаи наблюдались нами на о-ве Б. Зеленец (восточный Мурман, основная территория заповедника «Семь Островов») летом 1948, 1949 и 1950 гг. То же было отмечено С. М. Успенским (устное сообщение) в 1950 г. на мысе Борисова (Новая Земля).

Однако приведенные примеры касаются лишь взаимоотношений между колониальными видами и хищниками. Но между видами, составляющими смешанную колонию, происходит не меньшая борьба, хотя характер и формы ее здесь совершенно иные. Так, между кайрами и моевками, между кайрами и гагарками, между длинноклювыми и короткоклювыми кайрами борьба из-за мест гнездования никогда не прекращается. При этом, если «птичий базар» находится в состоянии депрессии (когда он подвержен сильной эксплуатации со стороны человека), борьба и ее результаты могут быть совсем иными, чем те, когда охраняемый «базар» из года в год увеличивает свою численность и плотность.

Попытаемся проследить, какие взаимоотношения возникают между отдельными видами при различном состоянии «базаров». Возьмем для примера взаимоотношения между кайрами и моевками.

Эксплуатация, если она принимает хищнические формы, когда на «базарах» отбираются яйца первой, второй и даже последней, третьей, кладки, в первую очередь сильно сказывается в резком уменьшении численности кайр. Их гнездовые участки более доступны, а яйца представляют бо́льшую ценность, чем у моевок, благодаря своим крупным размерам, твердой скорлупе и т. д. Гнезда моевок часто располагаются на отвесных скалах, иногда на скалах, образующих навесы; их яйца мелки (более чем в два раза мельче кайровых), скорлупа тонкая и т. д. Вследствие большей эксплуатации численность кайр на таких «базарах» из года в год падает, тогда как поголовье моевок, эксплуатируемых в меньшей степени, постепенно растет. Поэтому участки, занятые первоначально кайрами, начинают разрежаться, затем превращаться в диффузные колонии, особенно сильно разоряемые хищниками, и, наконец, заселяются моевками, количество которых все время возрастает. Так, на «базарах» губ Безымянной и Грибовой (Новая Земля) в 1923 г. моевки не гнездились вовсе (Горбунов, 1929). В 1933 г. только на базарах губы Безымянной число их гнезд достигло около 1500 (Красовский, 1937). Наконец, в 1947 г. произведенный нами учет показал, что на «базарах» обеих губ (Безымянной и Грибовой) гнездилось уже около 22 500 пар моевок. За весь этот период «базары» подвергались усиленной эксплуатации, и численность кайр сократилась по крайней мере в восемь-десять раз. На ряде «базаров» Мурманского побережья, расположенных вблизи поселков и также подвергавшихся хищнической эксплуатации со стороны местного населения, кайры вовсе перестали гнездиться, тогда как моевки продолжают еще их населять. Таковы «базары» в губах Териберской, Дворовой и другие, состоящие в своей основной массе из моевок с некоторой примесью отдельных гнезд серебристых чаек, гагарок и чистиков.

Из приведенных примеров, однако, никак не следует, что моевка вытесняет кайру с ее гнездовых участков. В данном случае уменьшение численности кайр, вызванное чрезмерной эксплуатацией, влечет за собой освобождение гнездовых участков, которые заселяются моевкой, испыты-

вающей меньшую эксплуатацию. При этом моевка получает возможность селиться не только на характерных для ее гнездования небольших уступах среди отвесных скал, но также и на широких карнизах, занятых ранее кайрами. Если же моевка подвергается такой же усиленной эсплуатации, как и кайра (хотя бы на отдельных участках), и рост ее численности замедляется, то освободившиеся участки «базара», хорошо удобренные птичьим пометом, быстро зарастают характерной растительностью — Cochliaria arctica, Sedum sp. и др. [1].

Несколько другую картину представляет «базар», находящийся в стабильном состоянии, т. е. когда эксплуатация протекает более или менее рационально и естественная гибель особей восполняется прибылью приплода, или «базар» в первые годы охраны его, когда вследствие медленного полового созревания кайр еще не началось резкого возрастания их численности. В такие периоды трудно бывает подметить вытеснение какого-либо одного вида другим. Обычно каждый из видов, населяющих такой «базар», занимает свои, наиболее для него типичные места гнездования, к которым данный вид лучше всего приспособился. Именно для этих лет стабильности «базаров» (1938—1939 гг.) Ю. М. Кафтановский дал характеристику мест гнездования чистиковых птиц (1941, 1951). В этих работах автор указывает, например, что длинноклювая кайра занимает главным образом широкие каменистые карнизы «базара» и почти не гнездится на мягких торфянистых грунтах, под камнями и т. д. Короткоклювая кайра предпочитает гнездиться на небольших уступах, реже на твердом каменистом грунте, чем на мягком торфянистом. Гнезда моевок занимает только короткоклювая кайра, тогда как длинноклювая, по наблюдениям Ю. М. Кафтановского, никогда этого не делает. Под камнями и в расселинах гнездятся только гагарки, тогда как кайры в таких местах, по Ю. М. Кафтановскому, не откладывают яиц. Таким образом, в годы стабильного состояния «базаров» каждому виду свойственно занимать свои характерные места гнездования. Однако и в этих случаях намечается уже некоторая напряженность в самом распределении по гнездовым участкам. Так, если сравнивать эксплуатируемые «базары» с таковыми, где эксплуатация уже прекращена, сразу можно отметить, что в последнем случае особи каждого вида занимают только характерные для них участки, не встречаясь на других, смежных участках, занятых другими видами. Такого строгого распределения на «базарах», находящихся в состоянии упадка, не наблюдается, так как на них всегда достаточно свободных мест. Например, в 1935 г. на последнем «базаре» о-ва Харлов мы наблюдали несколько пар гагарок, гнездившихся на открытых уступах рядом с кайрами. В 1939 г. на том же «базаре» большинство гагарок гнездилось уже под камнями, и только некоторые из них продолжали гнездиться рядом с кайрами. В том же 1939 г. бо́льшая часть широких карнизов на «базарах» о-ва Харлов была занята длинноклювой кайрой, в то время как моевка и короткоклювая кайра были оттеснены или на периферийные участки этих карнизов, или уже занимали отдельные маленькие уступы скал (рис. 1, *а* и *б*).

Совсем иная картина наблюдается на «базарах», численность населения которых увеличивается из года в год. В этом случае между видами

---

[1] С. К. Красовский (1937) рассматривает развитие богатой травянистой растительности на «базаре» как результат вытеснения растениями кайр с их гнездовых участков. В зарослях такой растительности, по мнению автора, образуются якобы условия слишком повышенной влажности, оказывающиеся губительными для развития сильно пористых яиц кайры. Неправильность такого вывода подтверждается не только фактическими наблюдениями, приводимыми ниже, но еще и тем, что к началу гнездования кайр, особенно на Новой Земле, где работал С. К. Красовский, растительность еще не появляется (кайры зачастую откладывают свои яйца на голый лед или обледенелые скалы). Начало вегетативного периода приходится здесь на первую декаду — половину июля. К этому времени, если участок будет занят кайрами, никакая растительность не появится, а ее зачатки будут уничтожены экскрементами птиц.

происходит жестокая борьба за обладание гнездовой территорией, оканчивающаяся «победой» одного какого-либо вида и вытеснением других — «побежденных» видов. При этом основной вид, «победитель», захватывает не только все характерные для него места гнездования, но по возможности все гнездовые участки «базара». Другие «побежденные», виды или вытесняются с «базара» полностью и вынуждены образовывать новые колонии, или оттесняются на периферийные участки «базара» обычно за пределы своего прежнего гнездования). В результате из прежнего смешанного «базара» начинает образовываться «однотипная» колония, плотно населенная одним видом, хорошо защищенным от хищников. В то же время виды, оттесненные к периферийным участкам, с одной стороны, будут и далее вытесняться с этих участков тем же видом-«победителем» и, с другой,— усиленно разоряться хищниками, что в конечном счете приведет к их полному вытеснению и к образованию настоящей однотипной колонии, населенной одним видом-«победителем».



Рис. 1. План-схема гнездовых карнизов на «птичьем базаре»

а — в период депрессии «базаров», *б* — в период стабильности, *в* — в период роста; *1* — скала, *2* — обрыв, *3* — места гнездования длинноклювой кайры, *4* — места гнездования короткоклювой кайры, *5* — местоположение гнезд моевки

Подобную картину вытеснения одним видом других мы наблюдали на разрастающихся «базарах» основной территории заповедника «Семь Островов» в 1940 и 1941 и в 1950 и 1951 гг. Здесь на «базарах» о-ва Харлов и о-ва Кувшин основным «победителем» оказалась длинноклювая кайра (Uria aalge). Все остальные виды, составлявшие прежде эти базары, были или полностью вытеснены, или угнетены в той или иной мере. Наиболее эфективно протекала борьба за гнездовую территорию между кайрами и моевками. Численность последних заметно стала падать сразу же после того, как начало увеличиваться поголовье кайр. Так, на базарах о-ва Харлов (после восстановления заповедника «Семь Островов» в 1946 г.) численность моевки с 1949 г. начала заметно уменьшаться и к 1951 г. стала почти в два раза меньше, чем в 1948 г. Еще более резкое падение численности моевок отмечалось на обширных «базарах» губ. Грибовой и Безымянной (в Новоземельском филиале заповедника «Семь Островов»), где, по учету 1950 г., число ее гнезд сократилось почти в семь раз по сравнению с данными 1947 г. (см. выше). На всех «базарах», особенно там, где раньше были значительные поселения кайры, в эти годы (годы роста и восстановления «базаров») моевка была вытеснена кайрой, и гнезда ее сохранились лишь по отвесным скалам, расположенным на периферийных участках. В отдельных случаях вытесненные с базаров моевки образуют новые колонии. Образование такой совершенно новой колонии мы наблюдали летом 1941 г. вблизи Леонтьевского «базара» на о-ве Харлов. Эта колония составилась из особей моевок, вытесненных кайрами со своих прежних мест гнездования, и сохранилась до настоящего времени.

Процесс вытеснения моевок кайрами протекает следующим образом. Обычно кайра садится на гнездо моевки и с помощью клюва и крыльев

сгоняет последнюю с гнезда. Долгое время пара моевок пытается снова и снова занять свое гнездо, но кайра не подпускает их даже на край гнезда. Если в гнезде моевки к моменту его занятия кайрой были отложены яйца, то кайра давит их своей тяжестью, а затем откладывает свое яйцо. Через некоторое время гнездо моевки постепенно разрушается, и яйцо кайры или ее птенец оказывается на уступе скалы, а, следовательно, вновь приобретенное место гнездования кайры уже невозможно отличить от обычного. Подобное занятие гнезд моевок кайрами (как короткоклювыми, так и длинноклювыми) нам неоднократно приходилось наблюдать в период роста «базаров» на о-ве Харлов.

Однако не всегда выселение моевок носит подобный активный характер. В ряде случаев, когда гнезда моевок бывают прикреплены к едва заметным выступам камня на совершенно отвесной скале, кайры не делают попыток занять их, так как после разрушения гнезда яйца кайр неминуемо скатятся, да и сама птица не сумеет удержаться на маленьком выступе камня. Но если такой участок скалы, занятый моевками, окажется в окружении карнизов, плотно заселенных кайрами, то моевки рано или поздно покинут свои гнезда и переселятся в другое место, к которому можно будет свободно подлетать, не рискуя столкнуться с быстро подлетающими или слетающими с гнездовых карнизов кайрами. Таких, оставленных и никем не заселенных, участков отвесных скал среди разросшихся и плотно населенных кайрами «базаров» на о-ве Харлов становится все больше и больше, а сами моевки вынуждены выселяться на периферийные участки «базаров» или во вновь образовавшиеся колонии. В отдельных случаях вытесненные кайрами моевки не находят поблизости подходящих мест для гнездования и вынуждены откочевывать в другие районы. Этими причинами, собственно, и объясняется резкое уменьшение численности моевок, например, на базарах заповедника «Семь Островов», особенно на территории Новоземельского филиала в губах Грибовой и Безымянной.

Борьба за обладание гнездовой территорией происходит не только между кайрами и моевками, но и между двумя видами кайр, например длинноклювой и короткоклювой. Если на «базарах», находящихся в состоянии упадка или некоторой стабильности, оба эти вида кайр гнездятся на одних и тех же карнизах, хотя и несколько обособляясь друг от друга (особенно в последнем случае — рис. 1, *б*), то на растущих «базарах» один из видов почти полностью вытесняет другой. Таким видом-«победителем» на «базарах» о-вов Харлов и Кувшин (восточный Мурман) оказалась, как мы указывали выше, длинноклювая кайра. Этот вид в сравнении с короткоклювой кайрой, обладает рядом преимуществ, заключающихся в более крупных размерах отдельных частей тела и большем весе. Поэтому при занятии мест гнездования физически более сильная и крупная длинноклювая кайра вытесняет короткоклювую сначала на край карниза, а затем почти со всех центральных участков на периферию «базара» (рис. 1, *в*). Именно такое распределение двух этих видов констатировали мы на «базарах» о-вов Харлов и Кувшин в 1950—1951 гг. Этим же вытеснением одного вида кайр другим, более сильным, и объясняется меньшая численность первого по отношению ко второму. Так, поголовье короткоклювых кайр на «Семи Островах» (восточный Мурман) составляло не более 20—25% общей численности кайр. В последние годы это соотношение еще более изменилось в сторону увеличения количества длинноклювых и уменьшения короткоклювых кайр [2].

---

[2] Далеко не везде длинноклювая кайра является преобладающим видом. Например, на «базарах» Новоземельского филиала заповедника «Семь Островов» короткоклювая кайра достигала 99% численности всех кайр, а длинноклювая составляла менее 1%. Но причина такого значительного преобладания численности короткоклювых кайр на Новой Земле заключается в лучшей их приспособленности к питанию более разнообразными кормами (рыбой и ракообразными), чем длинноклювых кайр, являющихся типичными ихтиофагами. Однако в последние годы то незначительное количество осо-

Наконец, в период роста «базаров» длинноклювая кайра вытесняет такие высоко специализованные виды, как гагарку и тупика; в этих случаях кайра начинает гнездиться в местах, совершенно ей несвойственных. Так, на одном из участков верхнего карниза «базара» на о-ве Кувшин в 1948 г. поселилось несколько пар кайр обоих видов, расположившись у самого края карниза. В это время основная часть гнездового участка под камнем была занята гагарками. Выше камня располагались норы тупиков, вырытые в торфе, покрытом травянистой растительностью (рис. 2, *а* и 3, *а*). В данном случае каждый из компонентов «базара» занимал свое характерное, можно сказать «классическое», место гнездования, вполне совпадающее со схемой, приведенной Ю. М. Кафтановским (1941).

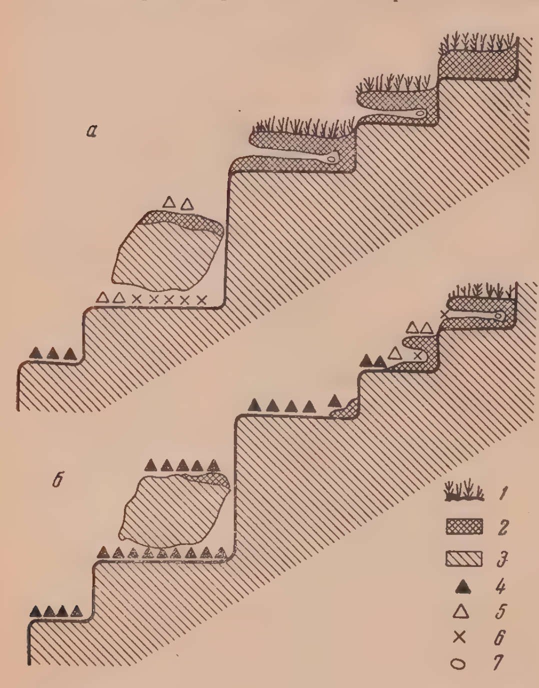


Рис. 2. Разрез-схема через верхний карниз «птичьего базара» на о-ве Кувшин (восточный Мурман)

а — в 1948 г., *б* — в 1950 г.; *1* — травянистый покров, *2* — торф, *3* — скала или камень, *4* — места гнездования длинноклювых кайр, *5* — места гнездования короткоклювых кайр, *6* — места гнездования гагарок, *7* — места гнездования тупиков (в норах)

Совсем иная картина распределения «базарных» видов оказалась в 1950 г. (рис. 2, *б*). Длинноклювые кайры резко расширили свою гнездовую территорию за счет вытеснения других видов. Они заняли не только свободные участки (на камне), но поселились под камнем, вытеснив оттуда гагарок. Кайры заселили карнизы, где гнездились раньше тупики. При этом они не только уничтожили травянистую растительность, но, нейтрализуя кислую реакцию торфа своим пометом и активно разрыхляя его клювом, разрушили почти 30-сантиметровый пласт торфа, а вместе с ним и норы тупиков (рис. 2, *б* и 3, *б*). Вытесненные длинноклювой кайрой виды, продолжая между собой борьбу за места гнездования, распределились в следующем порядке. Короткоклювые кайры разместились на периферийных участках по отношению к гнездовой территории, занятой длинноклювыми кайрами, и оттеснили гагарок. Последние должны были откладывать свои яйца либо в полуразрушенных норах тупика, либо при входе в его норы. Наконец, тупики, выгнанные кайрами из своих разрушенных нор и теснимые гагарками, были вынуждены копать новые норы на новых участках, расположенных выше верхней линии базара, ближе к вершине острова (рис. 2, *б*).

Приведенные выше примеры межвидовых взаимоотношений имеют отнюдь не частный характер. Чтобы убедиться в правильности сказанного и показать, насколько эти примеры не являются случайными, дадим

бей длинноклювых кайр, которые сумели приспособиться к условиям питания на Новой Земле, имеет, несомненно, тенденцию к дальнейшему увеличению численности и к вытеснению короткоклювой кайры. В пользу этого предположения говорит то, что на отдельных участках, где поселилась длинноклювая кайра, например на мысе Норденшельда в губе Безымянной, ее численность достигла еще в 1947 г. 50% всех гнездящихся на этих участках кайр.

описание изменений в распределении видов на относительно крупном «базаре» на том же о-ве Кувшин. В 1948 г. на этом «базаре», находившемся в самом начале своего роста, территория, занятая поселениями кайр (обоих видов), состояла из двух частей разной величины. Между северной и как бы двойной южной частями кайрового «базара», разделенными щелью, помещалась довольно обособленная колония моевок, насчитывавшая в 1947 г. около 150 гнезд и сократившаяся в 1948 г. уже до 100. Выше карнизов, заселенных кайрами, располагались главным образом норы тупиков, вырытые в пластах торфа, сильно заросших травянистой растительностью (в основном Cochliaria arctica). В некоторых норах тупика и в расселинах торфа, а также под камнями среди кайрового базара гнездились гагарки. Распределение гнездовых участков основных видов птиц-«базарников» на о-ве Кувшин в 1948 г. приведено на рис. 4, *а*.

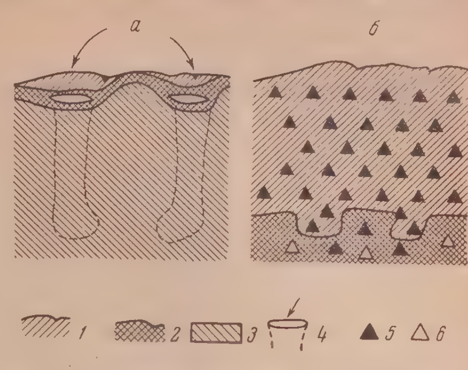


Рис. 3. План-схема верхнего карниза «птичьего базара» на о-ве Кувшин

а — в 1948 г., *б* — в 1950 г.; *1* — скала, *2* — обнаженный торф, *3* — торф, покрытый травянистой растительностью, *4* — норы тупика, *5* — места гнездования длинноклювых кайр, *6* — места гнездования короткоклювых кайр

Совсем по-иному распределялись эти участки в 1950 г. (рис. 4, *б*). За этот период численность кайр увеличилась более чем в полтора раза (с 10 500 до 16 000 особей). Кайровый «базар» сильно разросся в стороны и вверх. При этом две его разобщенные части соединились, полностью вытеснив колонию моевок, хотя отдельные участки, располагавшиеся на неприступной отвесной скале, и остались незанятыми. На прежнем месте колонии моевок в 1950 г. мы отметили лишь одно гнездо моевки, но и оно было без яиц, хотя пара моевок продолжала держаться на гнезде. В 1951 г. и это последнее гнездо исчезло, и моевки перестали вовсе гнездиться на о-ве Кувшин. Нижний край «базара» оказался весьма ровным и проходил примерно вдоль линии наивысшего прибоя (заплеска морских волн). Главная масса всех центральных участков была заселена почти целиком длинноклювыми кайрами. Короткоклювые кайры были оттеснены ими из центра и гнездились на периферийных участках по границам основного кайрового «базара». Гагарки оказались вытесненными на участки, заселенные тупиком, и только некоторые одиночные пары продолжали еще гнездиться, буквально забившись в глубокие расселины

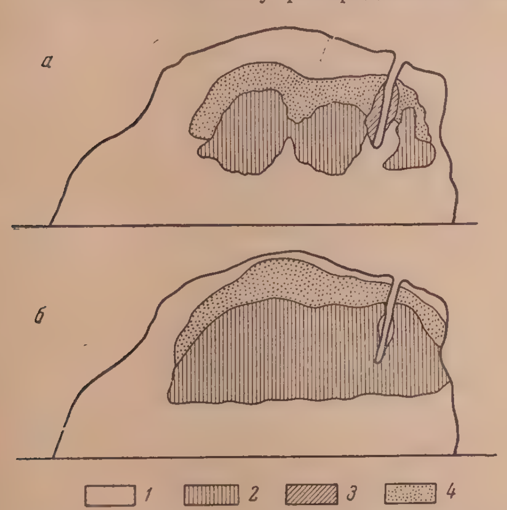


Рис. 4. Схематическое распределение гнездовых участков различных видов птиц на «птичьем базаре» с восточной стороны о-ва Кувшин

а — в 1948 г., *б* — в 1950 г.; *1* — участки острова, не занятые массовым гнездованием птиц, *2* — гнездовые участки кайр, *3* — гнездовые участки моевок, *4* — гнездовые участки тупиков, отчасти гагарок

скал среди кайрового «базара». Наконец, тупики, изгнанные из своих прежних нор кайрами или гагарками, были вынуждены поселиться в новых норах, так что в целом их гнездовой участок как бы передвинулся ближе к вершине острова.

Если бы наши наблюдения за увеличивающим свою численность «базаром» на о-ве Кувшин продолжались еще 10—15 лет, то мы могли бы убедиться, что длинноклювые кайры заселили всю поверхность острова, в том числе и все его плоские участки, вытеснив с него не только «базарных» птиц, но и другие колониальные виды — гаг, чистиков и крупных чаек. Такое предположение вполне обоснованно еще и потому, что мы знаем примеры однотипных гнездований кайр, расположенных не только по обрывистым берегам, но и на плоских вершинах островов: например, гнездование длинноклювых кайр на о-ве Тюленьем (близ Южного Сахалина в Охотском море) или «базары» короткоклювых кайр на о-вах Вилькицкого (у берегов Северного острова Новой Земли в Баренцовом море), а в недавнем прошлом — на о-ве Кувшин (близ Малых Кармакул на Новой Земле) и т. д. Во всех перечисленных местах «базары», представленные одним видом кайр (Uria aalge или U. lomvia), занимали всю доступную им поверхность островов, в том числе и их плоские вершины. О существовании больших «плоскостных базаров» говорит и пышная, отнюдь не тундровая травянистая растительность, охватывающая широким поясом многие из них. Такой пояс расположен, например, на широкой береговой террасе, выше обрыва, и тянется почти вдоль всего южного берега губы Безымянной (Новая Земля), достигая местами 100—150 м ширины. Возникновение этой растительности связано с хорошим удобрением почв на местах бывшего гнездования птиц, расположенного выше теперешней линии верхнего карниза «базаров». По словам известного художника — ныне председателя островного совета Новой Земли И. К. Вылко, в зрительной памяти которого мы имели возможность неоднократно убеждаться, на «базарах» губы Безымянной в начале нашего столетия гнездование кайр действительно захватывало широкую полосу береговой террасы, граничащую с ровной тундрой. Именно на эту полосу бывшего «плоскостного базара» теперь и указывает пышная растительность, развившаяся на участках «отступивших базаров».

Переходя к обобщениям, мы прежде всего разберем процесс образования плотно населенных колоний, состоящих из одного вида.

Как известно, многим перелетным птицам — если не большинству из них — свойственна привязанность к местам гнездования. Особенно сильно она проявляется у колониальных видов. Птенцы, выведшиеся в каком-либо определенном месте, туда же возвращаются гнездиться. Данными кольцевания (проводимого в крупных масштабах в заповеднике «Семь Островов» с 1937 г.) доказано, что птенцы кайр, спустившиеся на воду с какой-либо определенной скалы того или иного «базара», через 2—3 года, достигнув половой зрелости, возвращаются на ту же скалу того же «базара», чтобы начать гнездиться на том же карнизе, где вывелись сами. Благодаря этому на карнизах «базара» довольно скоро численность кайр достигает максимальной плотности. Так, на отдельных карнизах на о-ве Кувшин (восточный Мурман) мы насчитывали до 200—300, а на отдельных широких уступах «базаров» в губе Безымянной (Новая Земля) — до 1500—2000 яиц кайры. Плотность населения на таких участках достигала местами 80—100 кайр на 1 м². На первый взгляд создаются условия кажущейся «перенаселенности» отдельных карнизов «базара». Однако настоящей перенаселенности при дальнейшем росте «базара» в природе не происходит, так как рост численности, достигшей максимальной плотности, на данном карнизе (участке) прекращается в силу ограниченности площади гнездования. В данном случае это явление не сопровождается гибелью особей вида, а лишь ведет к прекращению увеличения численности на этом ограниченном участке, к поддержанию на нем неко-

торого постоянного уровня максимальной плотности. Дальнейший рост поголовья за счет возвращения на «базар» молодых, достигших половозрелости особей создает условия для занятия всех соседних, в том числе и нехарактерных, несвойственных виду участков, т. е. ведет к расширению гнездовой колонии данного вида.

Таким образом, внутривидовые взаимоотношения у колониальных птиц содействуют, с одной стороны, образованию плотно населенных колоний и, с другой,— приводят к расселению самого вида. Следовательно, эти взаимоотношения создают наиболее благоприятные условия для жизни и развития данного вида, помогая ему в борьбе с другими видами. Иными словами, внутривидовые взаимоотношения и взаимосвязи направлены не во вред, а на пользу данного вида. Вместе с тем, те же внутривидовые взаимоотношения подготовляют данный вид к борьбе с другими видами и до некоторой степени обусловливают успех или поражение. В свою очередь, взаимоотношения между особями разных видов стимулируют возникновение или развитие тех или иных внутривидовых взаимоотношений. Например, образование плотно населенных однотипных колоний было связано с возникновением определенных взаимоотношений среди особей одного вида. После образования подобных колоний данному виду стало легче вести борьбу с хищниками или конкуренцию за места гнездования с другими видами и т. д. Однако стимулом к возникновению плотно населенных колоний служили взаимоотношения данного вида с другими видами — с хищниками и конкурентами.

Формы и проявление взаимоотношений между различными видами, как видно из приведенного выше материала, могут принимать самый разнообразный характер. Например, во взаимоотношениях колониальных видов с хищниками существуют различные формы борьбы. Наиболее простая из них,— когда хищник нападает на свою жертву, а жертва по мере своих сил и возможностей активно обороняется от него (например, активная защита колоний у крачек или сизых чаек). В других случаях эта борьба принимает более сложные формы и имеет отнюдь не активный, а скорее пассивный характер. Сюда относится образование плотно населенных колоний, где самая масса сидящих птиц, не обороняющихся активно, является неприступной для хищников, не только пернатых, но даже четвероногих. Например, существовавшие в недавнем прошлом большие «плоскостные базары» в губе Безымянной были доступны набегам песцов, которые могли свободно поедать не только яйца, но и самих птиц. Тем не менее хищники не решались нападать на плотно сидящие массы птиц, предпочитая грабить разреженные гнездования по периферии «базара».

То же относится к борьбе и к конкуренции между разными видами за места гнездования. В отдельных случаях вытеснение одного вида другим принимает активный характер и сводится к открытому активному столкновению между видами, занимавшими ранее тот или иной гнездовой участок, и видами, вновь поселяющимися на этих участках (например, случаи, когда кайры активно вытесняли моевок или гагарки — тупиков). В других случаях вытеснение одного вида другим не принимает активной формы, а сводится к созданию новых условий гнездования, при которых «наступающий» вид может свободно существовать, тогда как другой вынужден оставить свое прежнее место гнездования и переселиться в другое место или в другой район (например, когда кайры вытесняют целые гнездовые участки или даже колонии моевок, не занимая их гнезд, или когда те же кайры разрушают торфяной пласт, в котором имеются норы тупиков, и тем самым заставляют последних начать гнездиться на новом месте).

Наконец, взаимоотношения между различными видами не всегда постоянны, а могут изменяться в зависимости от тех или иных обстоятельств. Например, в начале увеличения численности поголовья «базара»

оба вида кайр действуют как бы заодно против других видов. В это время кайры стараются вытеснить моевок, гагарок и тупиков, применяя при этом все доступные им меры активной и пассивной борьбы. Но как только численность поголовья резко увеличится, длинноклювые кайры всеми способами стараются вытеснить со всех центральных участков короткоклювых кайр. Иначе говоря, если вначале между двумя видами кайр наблюдается взаимопомощь, обеспечивающая обоим видам успешную борьбу за отвоевывание гнездовой территории у других видов, то позднее между обоими видами кайр возникает борьба, из которой «победителем» выходит длинноклювая кайра. Другой пример. Моевок, впервые поселяющихся на «птичьем базаре», привлекают не только отвесные скалы, но главным образом наличие больших количеств отбросов — остатков рыб, принесенных кайрами. Поедая эти неиспользованные кайрами остатки, моевки производят очистку «базара», являясь своеобразными «санитарами». Этот пример также подходит под понятие взаимопомощи между моевками и кайрами. Но при разрастании «базара» кайры уже начинают борьбу с моевками, оканчивающуюся вытеснением последних. Наконец, гаги, поселившиеся на краю колонии крачек и находящиеся под защитой последних, получают возможность лучше сохранить свое потомство, чем их сородичи, гнездящиеся вдали от колоний крачек. Если же в этой пограничной полосе гаги образуют плотно населенную колонию, то они и без помощи крачек обеспечат сохранность своих гнезд, а при дальнейшем росте колония гаг вторгнется на территорию, занятую крачками, вытеснив их с прежних мест гнездования.

Следовательно, взаимоотношения и взаимосвязь между особями различных колониальных видов птиц могут принимать самые разнообразные формы активной или пассивной борьбы, конкуренции и взаимопомощи. Или, говоря словами Ф. Энгельса, «...взаимодействие живых существ включает сознательное и бессознательное сотрудничество, а также сознательную и бессознательную борьбу»[3].

В целом роль межвидовых взаимоотношений в развитии колониальности у птиц очень велика. Больше того, мы склонны рассматривать колониальное гнездование как своеобразную форму взаимоотношений и взаимосвязей особей разных видов, ведущих между собой непрерывную борьбу, конкурирующих и не избегающих взаимопомощи. Именно в колониальном гнездовании с наибольшей рельефностью и выявляются эти особенности межвидовых взаимоотношений. В результате происходит не только изменение видового состава колоний (увеличение численности одних и уменьшение, а иногда и исчезновение других видов), но и изменение окружающих природных условий (уничтожение травянистой растительности, размывание весьма массивных слоев торфа и т. п.).

Литература

Горбунов Г. П., 1929. Материалы по фауне млекопитающих и птиц Новой Земли, Тр. Ин-та по изучению Севера, 40. — 1932. Птицы Земли Франца-Иосифа, Тр. Всесоюз. Арктическ. ин-та, т. 4.

Кафтановский Ю. М., 1938. Колониальное гнездование кайр и факторы, вызывающие гибель яиц и птенцов, Зоол. журн., т. XVII, вып. 4. — 1941. Опыт сравнительной характеристики биологии размножения некоторых чистиковых, Тр. Гос. заповедника «Семь Островов», вып. 1. — 1951. Чистиковые птицы восточной Атлантики, изд. МОИП.

Красовский С. К., 1937. Этюды по биологии толстоклювой кайры (Uria lomvia Linn.), Тр. Всесоюз. Арктическ. ин-та, т. 27.

Модестов В. М., 1939. Питание чаек восточного Мурмана и их роль в формировании и жизни птичьих базаров, Сб. научн. студенческ. работ МГУ, вып. 9.

Naumann I. F., 1903. Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, XII.

---

[3] Ф. Энгельс, Диалектика природы, Госполитиздат, 1950, стр. 249.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

ЗАВИСИМОСТЬ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ КОСТНОГО ЛАБИРИНТА ПТИЦ ОТ ОБРАЗА ИХ ЖИЗНИ

Н. А. ЛЕВИН

Кафедра нормальной анатомии Ярославского медицинского института

Вопрос о зависимости анатомического строения костного лабиринта птиц от образа их жизни чрезвычайно скудно освещен в литературе. В то же время орган равновесия играет ведущую роль в приспособляемости птиц к внешним условиям. Исследования костного лабиринта у человека показали, что возрастные особенности анатомического строения его незначительны или почти совершенно отсутствуют.

Предпринимая настоящее исследование, мы поставили перед собой задачу — уточнить устройство костного лабиринта птиц и установить связь образа жизни того или иного отряда со структурой органа равновесия.

Методика и материал

После естественной мацерации черепа птицы мы выделяли из черепа острым путем костный лабиринт, после чего подвергали его измерению с помощью микрометра и штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. Полученные данные сравнивались между собой у представителей различных отрядов, у отдельных представителей одного и того же отряда, ведущих различный образ жизни, и у птиц разных отрядов, но живущих в одинаковых условиях.

Материал исследования: отряд длиннокрылые (Macrochires) — 12 лабиринтов; отряд дятловые (Picariae) — 10 лабиринтов; отряд воробьиные (Passeres) — 22 лабиринта; отряд голуби (Columbae) — восемь лабиринтов; отряд куриные (Rasores) — 32 лабиринта; отряд совы (Striges) — восемь лабиринтов; отряд чайки (Larinae) — четыре лабиринта; отряд гусиные (Anseres) — восемь лабиринтов.

Результаты исследования

Костный лабиринт птиц состоит из трех отделов: полукружных каналов, преддверья и улитки. Плоскости костных полукружных каналов пересекаются друг с другом под углом в 90°. Плоскости правого и левого латеральных каналов обычно совпадают; реже они образуют тупой угол. Полукружные каналы имеют С-образную кривизну и S-образное искривление по спирали. Задний полукружный канал пере-





Рис. 1. Костный лабиринт птицы

1 — верхний полукружный канал, *2* — задний полукружный канал, *3* — преддверье, *4* — окно улитки, *5* — общая ножка, *6* — латеральный полукружный канал, *7* — улитка (увел. 1 : 3)

крещивается под прямым углом с латеральным. В месте пересечения полости их сливаются. Ампулы каналов хорошо выражены, сферической

формы. Общая ножка образуется в результате слияния простых ножек верхнего и заднего полукружных каналов. Преддверье имеет форму усеченного конуса, вершина его обращена вниз, вперед и медиально. Полость преддверья непосредственно переходит в полость улитки. Окно улитки обычно длиннее окна преддверья. Водопровод преддверья выражен слабо, в виде тонкого канальца, наружное отверстие которого открывается у основания общей ножки. Улитка недоразвита, имеет форму изогнутой короткой трубки. Оси улиток образуют угол в 90°. Основание улитки обращено назад и вверх (рис. 1).

Отряд длиннокрылые (Macrochires), подотряд стрижи (Microchires). Стрижи — небольшие птицы с плотным и сильным туловищем,



Рис. 2. Костный лабиринт различных видов птиц

а — стрижа, *б* — дятла, *в* — краснокрылого стенолаза, *г* — обыкновенного поползня, *д* — серой вороны, *е* — сизого голубя, *ж* — глухаря, *з* — домашнего петуха, *и* — филина, *к* — гуся (увел. 1 : 2)

встречаются во всех частях света. Стрижи чрезвычайно деятельны и превосходно летают целый день; на земле они оказываются беспомощными, так как не способны ни ходить, ни ползать. Костный лабиринт тонкий, с длинными полукружными каналами; длина преддверья — 2,1 мм, ширина — 1,8 мм; длина окна преддверья — 1,1 мм, ширина — 0,7 мм; самым длинным из полукружных каналов является верхний (10,3 мм), самым коротким из полукружных каналов — задний (6,9 мм); длина улитки равна 2,8 мм (рис. 2, *а*).

Отряд дятловые (Picariae), семейство дятловые (Picidae). Все особенности строения дятла приспособлены к его образу жизни, в существенных чертах весьма сходному у всех дятловых; большую часть времени дятловые проводят, лазая по деревьям (по вертикалям). Костный лабиринт дятла: стенки преддверья тонкие; длина преддверья — 2,3 мм, ширина — 2,0 мм; длина окна преддверья — 1,3 мм, ширина — 0,8 мм, самым длинным полукружным каналом является латеральный (7,9 мм), самым коротким — задний (6,0 мм); у латерального канала особенно хорошо выражена S-образная кривизна; длина улитки — 3,8 мм (рис. 2, *б*).

Отряд воробьиные (Passeres). К этому отряду относится около 6000 видов, т. е. 3/5 всего класса птиц. Семейство пищуховые (Certhladae); краснокрылый стенолаз (Tichodroma muraria). Прекрасно лазает по отвесным скалам, причем обнаруживает большую силу и ловкость. Летает превосходно. Стенки преддверья тонкие, длина преддверья равна 1,75 мм, ширина — 1,3 мм, длина окна преддверья 0,9 мм, ширина — 0,6 мм; самым длинным полукружным каналом является латеральный (8,2 мм), самым коротким — задний (5,0 мм). Плоскости латеральных каналов, так же как и у дятлов, совпадают с плоскостью большого затылочного отверстия. Длина улитки равна 1,7 мм (рис. 2, *в*).

Семейство поползневые (Sittidae). Обыкновенный поползень водится повсюду, населяя преимущественно леса. Это самая искусная из лазающих птиц, превосходящая даже дятлов своей ловкостью. Полукружные каналы тонкие, самым длинным является латеральный канал (7,6 мм), самым коротким — задний полукружный канал (4,1 мм), как у дятловых (рис. 2, *г*).

Семейство вороновые (Corvidae). Род ворон (Corvus). Серая ворона — крупная, хорошо сложенная птица, распространена по всему земному шару. Костный лабиринт изящный, с тонкими стенками. Самым длинным каналом является верхний (13,0 мм), самым коротким — латеральный (8,5 мм); улитка в виде крючка, длиною в 2,5 мм (рис. 2, *д*).

Отряд голуби (Columbae). Сизый голубь отличается легким и быстрым полетом. Костный лабиринт характеризуется тонкими костными стенками. Длина преддверья — 2,0 мм, ширина — 0,5 мм; окно преддверья в виде вытянутого овала, длина его — 0,8 мм, ширина — 0,5 мм; полукружные каналы тонкие, изящные, толщина их равна 0,5 мм; длина верхнего полукружного канала — 13,0 мм, заднего — 9,0 мм, латерального — 10,0 мм (рис. 2, *е*).

Отряд куриные (Rasores s. galliformes). Движения по земле легки и быстры, полет сильный, но тяжелый, плохо лазают, превосходно бегают. Глухарь (Tetrao urogallus). Костный лабиринт имеет грубую структуру, толстые стенки. Длина лабиринта — 15,0 мм, длина преддверья — 5,5 мм, ширина — 6,0 мм; длина окна преддверья — 3,0 мм, ширина — 1,5 мм; длина верхнего канала — 15,0 мм, заднего — 14,0 мм, латерального — 12,0 мм; улитка в виде изогнутой трубки, длиной в 3,5 мм (рис. 2, *ж*). Петухи (Gallus). Домашний петух. Костный лабиринт грубый, толстостенный; преддверье в виде куба; длина верхнего канала — 12,0 мм, заднего — 10,0 мм и латерального — 9,0 мм; улитка имеет в длину 1,1 мм; окно преддверья овальной формы, длина окна — 2,0 мм, ширина — 1,5 мм (рис. 2, *з*).

Отряд совы (Striges). Филин (Bubo). Костный лабиринт массивный, с толстыми стенками, длина его 18,5 мм; длина преддверья — 5,0 мм; ширина — 4,0 мм; длина верхнего полукружного канала — 22,0 мм, заднего —21,0 мм, латерального —18,0 мм; длина улитки —4,5 мм (рис. 2, *и*).

Отряд гусиные (Anseres). Гусь (Anser). Хорошо плавают и ныряют, походка неуклюжа. Костный лабиринт грубый, имеет толстую стенку. Длина верхнего канала — 14,5 мм, заднего — 12,0 мм, латерального — 10,0 мм; длина преддверья — 5,0 мм, ширина — 4,0 мм; длина окна — 2,0 мм, ширина 1,0 мм; длина улитки — 3,5 мм (рис. 2, *к*).

Выводы

1. Хорошие летуны и хорошо лазающие птицы обладают костным лабиринтом с тонкими, большими полукружными каналами (голубь, стриж, чайка).

2. Плохие летуны и плохо лазающие птицы обладают грубым лабиринтом, с толстыми, короткими полукружными каналами (домашние куры, петухи, утки, гуси).

3. У всех исследованных нами птиц, за исключением дятла, стенолаза и поползня, самым длинным полукружным каналом является верхний. У дятла, стенолаза и поползня, передвигающихся по вертикальным плоскостям, самым длинным полукружным каналом является латеральный.

4. У птиц разных отрядов, но ведущих одинаковый образ жизни, костный лабиринт имеет сходство (поползень — отряд воробьиных, дятел — отряд дятловых).

5. У птиц одного и того же отряда, но ведущих разный образ жизни, костный лабиринт имеет различия (домашние птицы и дикие птицы, краснокрылый стенолаз — отряд воробьиных и семейство вороновых — отряд воробьиных), а у ведущих одинаковый образ жизни — сходен (краснокрылый стенолаз — отряд воробьиных и поползень — отряд воробьиных).

6. В пределах одного и того же отряда в большинстве случаев большей по размерам птице принадлежит и больший лабиринт (отряд совы — Striges, филин — Bubo bubo и ястребиная сова — Surnia ulula).

7. Улитка у всех птиц имеет сходное строение и подвергается меньшим вариациям, чем полукружные каналы.

8. Костное преддверье, окна улитки не имеют каких-либо отличительных особенностей у различных отрядов птиц.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

К ВОПРОСУ О ЗНАЧЕНИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ФОРМИРОВАНИИ ПРИРОДНОГО ОЧАГА ОМСКОЙ ГЕМОРРАГИЧЕСКОЙ ЛИХОРАДКИ

А. А. АВАКЯН, А. Д. ЛЕБЕДЕВ, О. В. РАВДОНИКАС, М. П. ЧУМАКОВ

Институт вирусологии им. Д. И. Ивановского АМН СССР

Исследования М. П. Чумакова с сотрудниками (1947—1948) по этиологии омской геморрагической лихорадки (ОГЛ) установили, что это вирусное заболевание должно быть отнесено к трансмиссивным инфекциям с природной очаговостью. Переносчиком вируса является иксодовый клещ Dermacentor pictus (Чумаков, Авакян, Гагарина, Лебедев, Равдоникас, 1949). В 1949 г. было доказано, что вирус способен длительно сохраняться в клеще и передаваться как по ходу метаморфоза, так и трансовариально.

Полученные результаты поставили на очередь изучение структуры природного очага ОГЛ. В настоящей работе излагаются первые подробные данные по поставленной проблеме.

Природные очаги ОГЛ расположены в западносибирской северной лесостепи. Фауна данной местности носит лесостепной характер. В очаге заболевания зарегистрировано 15 видов грызунов. Наиболее обычны и многочисленны узкочерепная полевка, хомяк, красная лесная полевка, полевая и лесная мыши. Вследствие обилия озер и займищ в фауне значительную роль играют грызуны, связанные с этими биотопами,— ондатра, водяная крыса и полевка-экономка.

Иксодовые клещи представлены четырьмя видами: Dermacentor pictus Herm., D. marginatus Sulz., Ixodes persulcatus, I. apronophorus. Безусловным доминантом является клещ D. pictus, а I. persulcatus и D. marginatus встречаются редко, единичными экземплярами. I. apronophorus довольно часто паразитирует на ондатре, водяной крысе и полевке-экономке. Молодые стадий клеща D. pictus найдены почти на всех мелких млекопитающих — грызунах, насекомоядных и хищниках. На птицах этот клещ нами не встречен. Взрослые клещи выкармливаются на домашних животных — крупном рогатом скоте, лошадях, овцах, собаках. Возможно его паразитирование на лосе и сибирской косуле, на крупных хищниках — волках, лисах, а также на зайцах. Личинки и нимфы паразитируют преимущественно на узкочерепной полевке и сравнительно в меньшей степени — на красной лесной полевке, хомяке и других грызунах.

Таким образом, вследствие полифагии молодых стадий клеща D. pictus в паразитическую цепь оказалось включенным большое количество видов животных.

Изучение факторов природной очаговости ОГЛ еще более осложнилось, когда был обнаружен еще один вид клеща — I. apronophorus, который одновременно с личиночными стадиями D. pictus паразитирует на водяной крысе и полевке-экономке; он был также найден и на ондатре.

Столь сложные зоолого-паразитологические предпосылки при известной трудоемкости вирусологических исследований заставили нас подойти к изучению поставленного вопроса с различных сторон. Во-первых, нами

были предприняты поиски спонтанно зараженных животных, во-вторых, исследовались сыворотки диких животных на наличие вирулицидных веществ, и, наконец, был поставлен опыт посадки молодых и взрослых клещей на различных животных с последующим вирусологическим изучением этих животных.

Всего на спонтанное вирусоносительство было исследовано 213 экз. диких и домашних животных. По отдельным видам исследовано: узкочерепных полевок — 58, красных лесных полевок — 24, водяных крыс — 22, хомяков обыкновенных — 18, полевых мышей — 15, полевок-экономок — 15; в меньшем количестве были обследованы ондатры и другие грызуны. Из домашних животных исследовались телята, коровы, овцы. Дикие животные для вирусологических исследований добывались плашками, ловчими ведрами и с помощью собаки. Были приняты специальные меры для ускорения доставки животных в лабораторию — из наиболее отдаленных пунктов они доставлялись на автомашине в термосе на льду.

Для исследования мы брали мозг. Мозговой эмульсией заражали (интрацеребрально в дозе 0,03 и одновременно интраперитонеально в дозе 0,2) трех мышей. При отсутствии у зараженных мышей клинически выраженного заболевания прибегали к так называемому «немому» пассажу: зараженную мышь забивали на 7-й день и эмульсией из ее мозга заражали следующую партию мышей. Как правило, мы не делали более трех немых пассажей. Бактериологический контроль осуществлялся посевом на мясо-пептонный бульон и микроскопией мазков и отпечатков из органов подопытных животных. У домашних животных для вирусологического исследования бралась дефибринированная кровь. В остальном методика их исследования не отличалась от описанной выше. Несмотря на тщательные поиски, мы во всех случаях получили отрицательный результат.

На присутствие вирулицидных веществ были исследованы сыворотки различных животных. Исследование этих сывороток в опыте нейтрализации показало присутствие в крови у ряда животных — узкочерепных полевок, хомяков, ежей, сусликов, ондатр и водяных крыс — специфических антител к вирусу ОГЛ. Всего было обследовано 15 проб сывороток, из которых только шесть дало отрицательный результат. В шести случаях индекс нейтрализации был в пределах от 100 до 1000 и в трех случаях — выше 1000, что можно считать доказательным результатом.

Для выяснения роли отдельных животных в круговороте вируса в природе в лабораторных условиях был проведен следующий опыт. На мелких грызунов, главным образом полевок, были посажены личинки, выведенные в лаборатории от сытых самок D. pictus, собранных в очагах. Кроме этого, на более крупных животных — хомяков, сусликов, ежей — были посажены взрослые клещи. Животные-прокормители клещей подвергались вирусологическому исследованию.

Особенно обширный эксперимент был нами поставлен с узкочерепной полевкой [Microtus (Stenocranius) gregalis]. На узкочерепных полевок, разбитых на партии, по три полевки в каждой, сажались личинки клеща. Эти полевки помещались в цилиндрические садки из сетки высотой 35 см и диаметром 15 см со съемными крышками из жести. Садки помещались в мешочки, в которых скапливались отвалившиеся сытые личинки. Отпавших личинок ежедневно собирали из мешочков и подсчитывали. Первые же опыты показали, что при посадке большого количества личинок часто наблюдается гибель полевок.

Отрицательные результаты вирусологического исследования погибших полевок заставили нас предположить, что гибель происходит вследствие клещевого токсикоза. Изучение патогенного действия личинок на узкочерепную полевку было проведено нами попутно с вирусологическими исследованиями.

Личинки в различных количествах были посажены на 83 узкочерепных полевок; большинство зверьков имело вес от 15 до 27 г. На каждого зверька было посажено от 100 до 2000 личинок. Число присосавшихся личинок колебалось от 74 до 1300. Полевки, выкормившие менее 300 личинок, все остались живы (26 экз.); из 17 полевок, выкормивших от 300 до 500 личинок, семь (41%) погибло на 3—5-й и одна на 9-й день. из 38 полевок, выкормивших от 500 до 900 личинок, 22 (58%) погибли на 3—6-й день. Все полевки, выкормившие более 900 личинок, погибли на 3—4 день (4 экз.).

Как погибшие, так и оставшиеся живыми полевки, подвергались вирусологическому исследованию, которое систематически проводилось ежедневно с 1 по 14-й день после посадки личинок.

Вирус был выделен из полевок четыре раза — в 1-е (штамм «1270»), 7-е (штамм «VII-суточный»), 10-е (штамм «X-суточный») и 14-е (штамм «XIV-суточный») сутки после посадки личинок.

Наиболее подробно изученный штамм — «XIV-суточный» — был выделен из мозга двух полевок, выкормивших по 349 личинок. Вирус был выделен после одного немого пассажа и всего прошел 16 пассажей. Сила вируса при пассировании возрастала: после седьмого пассажа титр был равен 2,0 ($lgDL_{50\%} = 2,0$), после девятого пассажа — 4,67, после десятого — 7,23. Выделенный вирус фильтруется через фильтр Зейтца, сохраняется в глицерине на холоде. В опыте с сыворотками реконвалесцентов ОГЛ была получена высокая его нейтрализация (см. таблицу).

Индекс нейтрализации штаммов ОГЛ различными сыворотками

Сыворотки	Штаммы		
	полевки „XIV-суточный"	ежа „466"	хомяка „887"
	Индекс нейтрализации		
Омская лихорадка, больная И.	1000	21800	2512
Омская лихорадка, больная Р.	3162	17280	589
Омская лихорадка, больная В.	—	—	589
Клещевой энцефалит, больная С.	589	16980	—
Клещевой энцефалит, больная Р.	—	—	18
Поливалентная противоэнцефалитная лошадиная	59	—	—

Штамм «1270» был выделен из селезенки полевки, погибшей через 24 часа после посадки личинок. Вес полевки — 6 г. Штамм прошел 12 пассажей, фильтруется через фильтр Зейтца, после девятого пассажа его титр был равен 5,6. Штамм «VII-суточный» выделен из крови полевок на 7-й день после посадки личинок. Заболевание мышей началось после одного немого пассажа. Штамм «X-суточный» выделен из селезенки и из крови полевок.

С хомяками (Cricetus cricetus) было поставлено четыре опыта. На каждого хомяка весом от 150 до 200 г было посажено по пять самок и пять самцов клеща D. pictus. В некоторых случаях, когда животное срывало колпачок, в который сажались клещи, добавочно сажалось от пяти до десяти самок. Из четырех хомяков два пали на 14 и 15-й день после посадки клещей и два остались живы. У павших хомяков для вирусологического исследования брали мозг, селезенку и кровь, а у оставшихся живыми — кровь из сердца.

В одном случае нам удалось выделить вирус (штамм «887») из мозга хомяка, погибшего на 14-й день после посадки клещей. На этого хомяка 25 июня было посажено пять самок и пять самцов клещей D. pictus. 30 июня хомяк сорвал колпачок, клещей не было найдено, и было вновь посажено пять самок и три самца. 4 июля отмечено, что присосались одна самка и два самца. 9 июля хомяк пал. Штамм «887» был выделен после одного немого пассажа на белых мышах. Всего штамм прошел 19 пассажей. При пассировании сила вируса возрастала: после десятого пассажа титр был равен 4,81, после 16-го пассажа — более 7. Выделенный штамм фильтруется через фильтр Зейтца, сохраняется в глицерине. В опыте нейтрализации показана способность сывороток реконвалесцентов ОГЛ нейтрализовать выделенный штамм (см. таблицу).

С ежами (Erinaceus europaeus) было поставлено четыре опыта. На каждого ежа сажали 10—20 самок взрослых клещей D. pictus и несколько тысяч личинок. Из четырех подопытных ежей один пал на 5-й день. У павшего ежа для вирусологического исследования взяты кровь и мозг. У ежей, оставшихся живыми, для вирусологического исследования брали кровь из сердца. Вирус удалось выделить (штамм «466») из крови ежа, выкормившего четырех клещей после одного немого пассажа. Всего штамм «466» прошел девять пассажей. После седьмого пассажа титр был равен 5. В опыте нейтрализации была показана способность сывороток реконвалесцентов нейтрализовать выделенный штамм (см. таблицу). С другой стороны, сыворотка крови, взятой на 35-й день после посадки клещей, у этого ежа оказалась способной нейтрализовать вирус ОГЛ с высоким индексом нейтрализации (3162).

Наконец, с сусликами (Citellus erythrogenys) было поставлено пять опытов. На каждого из них сажали взрослых клещей — от пяти до десяти самок и стольких же самцов. Три суслика заболели на 3, 5 и 10-й дни после посадки. Заболевшие суслики были забиты и исследованы вирусологически (для заражения брали мозг, селезенку и кровь). У других сусликов для заражения брали кровь. Во всех случаях получен отрицательный результат. Вероятно, гибель сусликов происходила вследствие клещевого токсикоза.

Обсуждение полученных результатов

Проведенные исследования показывают, что дикие животные имеют несомненное значение в формировании природного очага ОГЛ.

Наличие специфических нейтрализующих вирус веществ в крови диких животных — узкочерепных полевок, хомяков, ондатр, ежей и сусликов — говорит о соприкосновении их с возбудителями ОГЛ. Путь заражения этих животных указывается нашими опытами по выделению вируса от грызунов после кормления клещей. Воспроизведенные нами соотношения наблюдаются в природе. Личинки или взрослые клещи, напавшие на животное, могут вызывать острое или стертое, приводящее к возникновению иммунитета, заболевание. При одновременном естественном паразитировании на грызунах большого количества личинок (до 275 экз.) и нимф (до 87 экз.), несомненно, создаются благоприятные условия для диссеминации вируса среди клещей.

Эпизоотологическая роль отдельных видов животных пока не поддается окончательной оценке, но, повидимому, узкочерепные полевки, которые выкармливают основную массу клещей, играют существенную роль в создании эндемичного очага ОГЛ.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

К ЭКОЛОГИИ РЫСИ В ЛЕСАХ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ СССР

П. Б. ЮРГЕНСОН

Главное управление по заповедникам и охотничьему хозяйству Министерства сельского хозяйства СССР

В настоящее время в лесах средней полосы рысь составляет довольно большую редкость. Во многих местах она совершенно истреблена или вытеснена в другие районы вследствие сокращения площадей значительных лесных массивов, которые для нее необходимы.

Между тем для фауны среднерусского леса рысь была очень типичным элементом, более типичным, чем для северной тайги. По своей малочисленности рысь существенного народнохозяйственного значения не имеет. Как редкий и скрытный зверь, она изучена очень недостаточно, однако ее экология представляет значительный теоретический интерес.

В период 1931–1935 гг. изучению экологии рыси много труда и внимания уделил зоолог бывш. Центрально-лесного заповедника А. М. Кончиц. К сожалению, его преждевременная смерть в 1940 г., а затем временная оккупация территории заповедника фашистскими войсками привели к гибели всех его рукописей и полевых дневников с описанием более 30 троплений суточного следа рыси, в том числе и почти готовой для печати монографии по экологии рыси. Уцелели лишь краткие выдержки из исследований А. М. Кончица, напечатанные им при жизни (Кончиц, 1935, 1937), и несколько описаний троплений, переданных им мне 20 лет тому назад.

Учитывая сказанное, мы сочли целесообразным объединить в настоящем очерке все данные по экологии рыси болотно-лесного водораздельного массива, лежащего между истоками рр. Волги и Западной Двины, включая вышепомянутые материалы А. М. Кончица и собственные, собранные за ряд лет (1931—1933 гг. и 1949—1950 гг.). Все эти данные мы считаем типичными для среднерусской рыси.

А. М. Кончиц считал лесной массив бывш. заповедника оптимально насыщенным рысями. Это подтверждается тем, что численность рыси в течение почти 20 лет колебалась в весьма ограниченных пределах — от пяти-шести до 16 штук, т. е. увеличивалась максимально в три раза. В том же заповеднике, за этот же период численность бурого медведя колебалась в два раза. Для того чтобы подчеркнуть эту незначительность колебаний укажем, что в даурских степях за 9 лет (1940—1948 гг.) численность степных хищников колебалась: у корсака в 18 раз, у солонгоя — в 15 раз, у степного хорька — в 11,4 раза, у ласки — в 23 раза. В то же время кормность населяемых ею угодий подвергалась значительным колебаниям. Так, численность зайца-беляка, неоднократно изменяясь, давала за этот период 12,5-кратные колебания. Из этих данных видно, что численность рыси довольно стабильна. В среднем одна рысь приходилась на площадь от 2000 до 6000 га. Видимо, пределом насыщения лесных угодий рысями является одна рысь на 2000 га.

Состав популяций рыси изучавшегося лесного массива был довольно текуч, обновляясь за счет притока новых особей и выселения ранее на

ней обитавших. Миграции рыси не ограничивались территорией заповедника (32 тыс. га) — рыси нередко отстреливались при выходе из заповедника. В отдельные годы хищники отстреливались в его пределах. Рысь бродила по заповеднику настолько широко, что говорить о ее стациях нелегко.

Все имеющиеся у нас данные по учету рыси сведены в табл. 1. Методика у А. М. Кончица и у нас была тождественна.

Таблица 1

Количественный учет рыси за период 1931/32—1949/50 гг.

(По данным А. М. Кончица * и П. Б. Юргенсона)

Год учета	Число особей: 1-я половина зимы	Число особей: 2-я половина зимы	Показатель плотности на 10 км²	Показатель встречаемости следов на 10 км	Индекс активности (число следов на 1 особь)	Отстрелено в заповеднике или при выходе из него	Размеры изменений (в %) и знак (+, —) их по сравнению с предыдущим годом
1931/32	6	9	0,28	1,95	1,22	—	Сведений нет
1932/33	16	13	0,40	2,43	1,81	5	+ 44,4
1933/34	18	16	0,50	2,62	2,28	2	+ 27,0
1934/35	12	14	0,43	2,29	1,85	—	+ 12,5
1938/39	16		0,50	—	—	—	Сведений нет
1939/40	12		0,37	—	—	4	— 25,0
1940/41	18		0,56	—	—	—	+ 50,0
1946/47	5—6		0,17	0,16	1,41	—	Сведений нет
1947/48	2		0,37	0,40	3,18	—	+140, —100
1948/49	10		0,31	0,88	5,20	—	— 16,6
1949/50	13		0,43	0,83	5,76	1	+ 30,0
M	12,8		0,42	—	2,81	—	—

* Данные за 1931/32—1934/35 гг. взяты у А. М. Кончица, за 1938/39—1940/41 гг.— из архива заповедника, за 1946/47—1949/50 гг.— материалы первичных учетов, обработанных нами.

Для рысьих переходов очень типичны большое постоянство, повторяемость их — наличие излюбленных маршрутов и так называемых «лазов». Почти в точности повторяющиеся переходы мы не раз наблюдали в зимы 1932/33 и 1933/34 гг., а также зимой 1949/50 г. Переходы повторялись и через месяц и на следующий год. Сходные наблюдения сделал в 1929 г. в бывш. Осташковском уезде, т. е. в пределах той же Валдайской возвышенности, Л. Г. Капланов (1930).

В зиму 1932/33 г. (Юргенсон, 1933) распределение встречаемости следов рыси по стациям довольно тесно зависело от такового же для зайца-беляка (табл. 2).

Таблица 2

Встречаемость следов рыси и зайца-беляка в различных стациях в 1932/33 г. (на 10 км маршрутного хода)

Название вида	Ельник-кисличник	Елово-лиственный лес	Зарастающие лесосеки	Заболачиваемые ельники	Сфагновые ельники („омшары“)
Заяц-беляк	6,55	20,93	29,05	49,35	93,69
Рысь	0,43	0,78	—	2,53	—

Отсутствие следов рыси в зиму 1932/33 г. на лесосеках объяснялось тем, что из-за их сильной захламленности скрадывать и ловить беляков для рыси было затруднительно. Напротив, в заболачиваемых ельниках, куда зайцев привлекает обилие в подлеске ивняка, условия добывания их для рыси благоприятны. Отсутствие следов рыси на омшарах объяснялось тем, что протяженность маршрута через них была невелика; всего было пройдено 67 км. Средняя встречаемость следов рыси на 10 км была 0,74.

Сходные результаты были получены зимой 1933/34 г. (табл. 3). Из левой половины таблицы видно, что частота встречаемости следов рыси растет параллельно таковой следов зайца-беляка. В правой половине таблицы приведены стации, где было или очень мало беляка (первые четыре графы), или где добывание его для рыси было затруднительным (приручьевые и сложные ельники).

Таблица 3

Встречаемость следов рыси и зайца-беляка в различных стациях в 1933/34 г. (на 10 км)

Название вида	Ельник-кисличник	Опушки лесосек	Березово-еловый лес	Сфагново-черничный ельник	Еловая омшара	Сосна по болоту	Болото с сосной	Чистое моховое болото	Сфагновый березняк	Приручьевой ельник	Сложный ельник
Заяц-беляк	14,2	12,1	26,7	53,6	133,7	1,2	7,5	3,4	6,1	11,5	40,8
Рысь . . .	0,6	1,2	1,3	2,4	7,0	—	—	—	—	—	—

По А. М. Кончицу (1935), рысь при переходах придерживается мест, богатых зайцами-беляками: старых, высокоствольных насаждений с ветровалом и подседом, закрайков болот, заросших чащей березняка, ивняка и зарастающих гарей, избегает дорог, сырых мочажин и болот. На лежку, по его наблюдениям, рысь располагается там, где есть хороший кругозор,— обычно на вырубках, закраинах полян или в лесных рединах. Выводки рыси находили в глухих участках крупного смешанного леса, среди сфагновых болот с сосной.

По Л. Г. Капланову (1930), рысь не боится лыжни и дорог. Лежки ее расположены на снегу, на сравнительно открытом месте, под деревом, без петель перед лежкой.

В зиму 1946/47 г. рысей в заповеднике было немного (5—6 шт.), и никакой закономерности в их встречаемости подмечено не было. В последующие зимние сезоны 1947/48 г. и 1948/49 г. была заметна уже вполне отчетливая концентрация рысей вокруг больших верховых болот; отдельные особи встречались и в других частях лесного массива. В ряде случаев отдельные звери и выводки (3—6 шт.) бродили по следам лосей, вокруг их стойб и мест жировок. Ни одного случая нападения рыси на лосей отмечено не было. Несколько раз было отмечено выслеживание рысью беляков. В большинстве случаев отмечались лишь рысьи переходы.

Окраины моховых болот и небольшие еловые омшары привлекают рысь и как места концентрации зайцев-беляков, и как места лосиных жировок. Сам по себе факт концентрации рысей по окраинам моховых болот не позволяет определить причину этой местной миграции. В период 1931—1934 гг., когда лосей в заповеднике не было и рыси питались почти исключительно зайцами-беляками (этот факт установлен А. М. Кончицем), они широко бродили по всему лесному массиву. В 1931—1934 гг. зайцы охотно держались по зарастающим лесосекам, которые были широко разбросаны по всей территории, и особенно по их опушкам. Поэтому опушки привлекали рысей.

В послевоенные годы лесосеки уже заросли, и соответственно этому изменилось и распределение зайцев-беляков. Интересно, что в 1948/49 г. наибольшая встречаемость следов беляка была в том участке лесного массива, где рысей не было. Там, где они встречались, на один след рыси приходилось от 1 до 9 следов беляка, в среднем — 5,1. Там, где рысь встречалась чаще, заячьих следов было всегда меньше. Несомненно, что рысь значительно снижала плотность зайца-беляка.

Данные табл. 4 относятся к пяти обходам территории, в пределах которых 3—4 января 1949 г. были встречены следы рыси. Всего было учтено 65 пересечений следов беляка, из них лишь 45% приходится на указанные обходы, а 35 (55%) — на участки, где рысь не встречалась.

Таблица 4

Соотношения встречаемости следов рыси и следов зайца-беляка

Обходы	Число следов	
	рыси	зайца-беляка на 1 след рыси
№ 2	5	1,2
№ 4	4	1,0
№ 8	2	2,0
№ 6	2	3,0
№ 7	1	9,0

Определенные стации привлекают рысь в силу концентрации двух «объектов ее внимания»: зайца-беляка и лося. Умышленно говорим — «объектов внимания», а не добычи, так как успех выслеживания ею лосей зимой более чем сомнителен. Во всяком случае фактов, подтверждающих успех охоты на лосей, для лесов средней полосы нет. Как мы уже видели, предпочитаемость стаций определяется и условиями добывания в них пищи — уловистостью зайцев-беляков.

В тех редких случаях, когда удавалось находить гнездилища рыси — ее выводковый участок, он бывал приурочен к «островам» крупного смешанного леса среди больших моховых болот. Понятно, что привлекает сюда рысей: труднодоступность места и крайне редкая посещаемость его человеком, особенно в период рождения и роста молодых.

Глухие, отдаленные участки старого елового леса, с обилием ветровала, окраины моховых болот, «острова» на них — вот угодья, наиболее предпочитаемые рысью.

Среднерусская рысь в зимнее время питается преимущественно зайцем-беляком. Распределение ее по стациям поэтому вполне законно сопоставлять с таковым зайца-беляка. Для 1932/33 и 1933/34 гг. это уже было сделано, но на маршрутах сравнительно небольшой протяженности.

В январе 1950 г. маршрутным учетом было покрыто 450 км (против 240 км в 1949 г.). Маршруты были нами разбиты на участки; отсюда появилась возможность выделять стации. Для этого были использованы таксационные данные лесоустроительных отчетов.

Всего мы выделили 25 стаций. Из них рысь встречалась в 17 стациях (68,0%), что вполне отражает широкое освоение ею лесного массива. Общий показатель для всей площади был 1,02, с колебаниями по стациям от 0,48 до 4,34 (табл. 5), т. е. почти десятикратными.

Не случайно избегает рысь приручьевых ельников, хотя они и часто посещаются беляком. Условия добывания беляков здесь для нее неблагоприятны. Мы не находили тут следы рыси и в зимние сезоны 1932/33 и 1933/34 гг. Несомненно, рысь избегает зимой также сфагновых болот с корявой сосной, с березой (так называемых «березух»), а также участков смешанного лиственного леса (в этих стациях было пройдено по 24—38 км). В сложном ельнике рысь не встречена лишь случайно. В другое время мы ее следы в нем встречали.

Сопоставляя встречаемость следов рыси и зайца-беляка по стациям, мы установили, что в группе стаций, где встречаемость рыси была 2,38 (выше средней — 1,02), встречаемость зайца-беляка была 20,21. Для группы же стаций, где встречаемость рыси была 0,89 (ниже средней), для

Таблица 5

Данные по стационарному распределению встречаемости следов рыси в январе 1950 г.

(Число следов на 10 км маршрута)

№ п/п	Стация	Встречаемость следов	
		рыси	беляка
1	Ельник кислично-папоротниковый	4,34	19,5
2	Березняк-черничник	3,60	12,8
3	Опушки заболоченного ельника и сосняка по болоту	3,03	12,1
4	Осинник-черничник	2,57	32,2
5	Осинник сложный и кисличный	2,32	65,1
6	Опушки ельников и жердняков	2,26	23,7
7	Сосняки по болоту	2,00	9,2
8	Березняк заболоченный	1,80	7,3
9	Крупнолесье смешанное, с полянами	1,72	1,7
10	Лесная поляна	1,47	19,1
11	Ельник-черничник	1,20	—
12	Ельник заболачиваемый	1,11	17,9
13	Лиственный жердняк	0,87	13,9
14	Березняки сложный и кисличный	0,80	22,4
15	Опушки ельников и березняков	0,70	11,9
16	Ольшанники	0,68	8,8
17	Ельник-кисличник	0,48	11,5
18	Сложный ельник	—	27,7
19	Приручьевой ельник	—	19,0
20	Лиственный молодняк	—	5,9
21	Смешанный лес	—	7,1
22	Сфагновое болото с сосной	—	0,4
23	Сфагновое болото с березой	—	—
24	Чистое сфагновое болото	—	3,3
25	Опушки ельника и осинника	—	14,5

зайца-беляка она равнялась 11,60. Иначе говоря, чем реже встречается заяц-беляк, тем реже встречается и рысь.

Однако в первом случае на один след рыси приходится 8,4 следа зайца-беляка, а во втором — 13,0, т. е. зависимость здесь наблюдается уже обратная, а не прямая. Начиная от показателей встречаемости рыси 1,72 и ниже, кривая встречаемости беляка поднимается по мере снижения ее у рыси. В стациях же, где рысь не появлялась, средняя встречаемость беляка была 8,64, т. е. наименьшей. Можно сказать, что рысь избегала стаций, где беляк встречался всего реже или же где ей было всего труднее его поймать.

Соотношения встречаемости следов рыси и беляка по тем же участкам леса, что и в 1948/49 г. (табл. 6), показывают снова, что чем чаще встречалась рысь, тем меньше следов беляка приходилось на каждый ее след. Исключение составил обход № 8, но учет в нем пришелся на дни, когда беляк проявлял слабую активность — «отлеживался».

Таблица 6

Соотношение встречаемости следов рыси и зайца-беляка

Обходы	Число следов	
	рыси	зайца-беляка на 1 след рыси
№ 9	8	5,8
№ 6	4	17,5
№ 2	3	25,6
№ 8	2	2,0
№ 4	1	82,0

Встречаемость следов рыси определялась встречаемостью зайца-беляка. Где было больше зайца, больше было и следов рыси; но на каждый след рыси следов беляка приходилось меньше, чем в стациях и участках леса, где рысь появлялась реже. Условия добывания зайцев определяют отклонения от той картины, которая бы имела место, если бы все сводилось к двум моментам: обилию и плотности зайца и интенсивности истребления его рысью.

Распределение рысей на площади заповедника в 1949/50 г. против 1948/49 г. заметно изменилось. Это было связано с таковым же зайца-беляка: охотники отмечали, что рыси держались по окраинам лесных массивов, где численность беляка начала увеличиваться в первую очередь.

Никакой корреляции между встречаемостью по стациям следов рыси и встречаемостью следов лосей и глухарей мы не обнаружили, что естественно, так как эти виды служат для рыси лишь случайной добычей.

В питании рыси легко выделяются два типа: тип питания горной рыси (Кавказ, Алтай, Саяны), для которого характерно преобладание некрупных видов копытных зверей — косули, кабарги — и молодняка других видов этого отряда, и тип питания равнинной рыси (в том числе и среднерусской). Для этого типа характерно преобладание зайца-беляка, тетеревиных птиц, белки и других более мелких животных. Копытные звери встречаются, но имеют небольшое значение,— такое же, какое имеют мелкие животные в пище горных рысей (имеется в виду зимнее питание).

А. М. Кончиц отмечал, что основная пища среднерусской рыси зимой — заяц-беляк, редко — глухарь или рябчик. В своих переходах рысь, по словам А. М. Кончица, предпочитает места, богатые зайцем-беляком. Мы это подтвердили многими цифрами. При троплении следов рыси можно также нередко наблюдать, как она переходит с одной серии заячьих троп и набродов на другую.

Иногда, особенно в голодные для нее годы, когда беляка мало, рысь ловит белку. Один такой случай в 1933/34 г. был детально прослежен А. М. Кончицем.

Его наблюдениями было также установлено, что рысь усиленно преследовала европейских косуль, в небольшом числе державшихся зимой по окраинам лесного массива. Она их не только уничтожала, но вытесняла, распугивая из хороших кормовых угодий.

Мной в 1947—1950 гг. таких случаев отмечено не было. Хотя рысь и бродит часто в районе стойб и жировок лосей, не было отмечено не только удачных нападений на них, но и попыток к этому. Период отела лосей и весь летний период в заповеднике наблюдениями охвачены не были.

В Печорском заповеднике (Теплова и Теплов, 1948) был отмечен лишь один случай, когда рысь убила лося, но в этом случае лось был ранен охотником.

В питании горной рыси северо-восточного Алтая, по материалам Г. Д. Дулькейта и Ф. Д. Шапошникова (Дулькейт, 1953), при безусловном преобладании в ее зимнем рационе копытных зверей, крупные особи также встречаются редко: косуля сибирская — 58,9%, кабарга — 8,9%, марал — 14,3%, овца домашняя — 3,5%, заяц-беляк — 7,1%, глухарь — 2,0%, падаль — 5,3%.

В период 1936—1939 гг. было отмечено несколько случаев нападения рыси на речных бобров. Зимой 1936/37 г. рысь загрызла молодого бобра, убежавшего из вольеры на р. Меже (приток р. Западной Двины). В следующие годы были отмечены два случая нападения рыси на бобров. В обоих случаях бобры ушли от рыси с ранениями. Еще в одном случае — на р. Тюдьме — на лазу бобра были отмечены следы рыси и кровь, после чего бобр исчез с этого участка реки. За последующие 11 лет ни одного случая такого рода выявлено не было.

Мы объясняем это тем, что воронежские бобры впервые столкнулись с таким врагом, как рысь. Когда же они и их потомки освоились с новыми для них врагами, они научились избегать опасности, и гибель их от рысей прекратилась.

С. У. Строганов (1934) описывает случай поедания рысью барсука. Ест она и падаль. В филиале заповедника, по словам А. М. Кончица, рысь регулярно поедала отстреливаемых наблюдателем бродячих собак.

Остатки зайца-беляка в экскрементах рыси мы находили весной

1949 г. (два случая) и 1950 г. (три случая). В августе 1949 г. на постоянном переходе рыси мы нашли остатки недавно съеденного ею молодого глухаря (самца).

Обрисованный здесь нами общий характер зимнего питания среднерусской рыси вполне подтверждается недавно опубликованными В. А. Поповым (1952) данными по питанию рыси в Татарии, относящимися к кочующим особям в годы депрессии численности. Их дополняют материалы В. Ф. Гаврина, полученные им в заповеднике «Беловежская Пуща». Приводим данные этих двух авторов в табл. 7.

Таблица 7

Питание рыси средней полосы

№ п/п	Компонент пищи	Татария, % встречаемости	Беловежская Пуща, % встречаемости	№ п/п	Компонент пищи	Татария, % встречаемости	Беловежская Пуща, % встречаемости
1	Насекомоядные	2,0	—	8	Олень европейский	—	1,0
2	Мышевидные грызуны	20,5	26,0	9	Кабан	—	4,0
3	Водяная крыса	19,0	—	10	Птица	13,0	8,0
4	Серая полевка	3,5	—	11	Рыба	1,5	—
5	Суслики и хомяк	1,5	—	12	Насекомые	1,5	—
6	Зайцы*	65,5	41,0	13	Падаль	0,5	—
7	Косуля	—	20,0				

* В Беловежской Пуще — заяц-русак.

О летнем питании рыси средней полосы ничего не известно. Несомненно, что оно разнообразнее, чем зимнее,— за счет различных второстепенных кормов.

Это подтверждается анализом 24 экскрементов, собранных в Кавказском заповеднике В. А. Котовым (июнь — октябрь 1952 г.): мышевидные грызуны — 66,6%, тур — 12,5%, птицы — 12,5%, олень — 8,3%, белка — 8,3%, кости некрупных животных — 8,3%, тетерев кавказский — 8,3%, заяц кавказский — 4,2%.

А. М. Кончиц, хорошо изучивший повадки рыси методом тропления ее следов, рассказывал, что зайцев-беляков она ловила из засады. Нападению рыси предшествует иногда длительное скрадывание. Услыхав или увидав жирующего зайца, рысь осторожно подбирается к нему, пользуясь всеми местными укрытиями. Подобравшись возможно ближе и выбрав удобный миг, рысь несколькими громадными прыжками настигает свою добычу. В случае промаха она недолго преследует свою жертву и, сделав не более десятка прыжков, отправляется на поиски новой добычи [1].

Рысь, как и волк, насыщается далеко не каждый день; в отличие от последнего она никогда не насыщается «до отвала».

Выходит рысь на добычу в вечерние сумерки и рано утром, перед рассветом. Голодный или уже пуганный зверь охотится и днем.

Успешность добывания рысью ее основной пищи — зайца-беляка, по данным А. М. Кончица, отражается на темпах прироста популяции рыси. Подсчитывая число пойманных рысью зайцев при троплении ее суточного пути, он установил, что в зиму 1931/32 г. на пять троплений было поймано

[1] Не случайно относительный вес ее сердца равен 4,35‰ против — 13,0‰ у крайне выносливого матерого волка (Гептнер и Турова). К длительной погоне ее организм не приспособлен.

лишь два зайца, в зиму 1932/33 г.— тоже два зайца, но на семь троплений; в зиму 1934/35 г. два зайца пришлись уже на восемь троплений; всего на 31 тропление пришлось восемь зайцев-беляков. А. М. Кончиц заключил отсюда, что рысь в среднем съедает одного зайца за 4 дня. Далее, он заметил, что когда два зайца приходились на 7 дней, численность рыси еще продолжала увеличиваться. Когда же рысь добывает тех же двух зайцев за 11 дней (т. е. одного зайца на 5,5 дней), она уже голодает и плотность ее снижается за счет расселения в другие угодья. Потребность в пище самки с выводком значительно больше. По наблюдениям А. М. Кончица, самка с двумя рысятами почти каждую ночь ловила по одному зайцу.

Убив зайца, рысь прежде всего съедает печень и сердце, потом начинает поедать остальное, начиная с головы. Всего зайца рысь обычно не съедает и прячет куски куда-нибудь под корягу. Сама же, пока не съест всего, далеко не отходит. Голодная рысь, по нашим наблюдениям, съедает даже лапы зайца. При обилии же добычи она обычно оставляет лапы, хвост, а иногда и кишки. По этим признакам можно оценивать обеспеченность рыси пищей в данном сезоне. Для поедания добычи рысь обычно устраивается у основания высокого пня или ствола растущего дерева.

Далеко не всегда охота рыси бывает удачна. Однажды зимой 1933/34 г. А. М. Кончиц при троплении ночного следа рыси установил, что за ночь она скрадывала и пыталась поймать пять зайцев. Добыть же ей удалось только одного из них. В голодные для нее годы рысь выходит на поля, на окраины населенных пунктов, появляется в лесах, где ее не встречали много лет.

А. М. Кончиц считал, что одна рысь за год съедает в среднем около 100 зайцев. Отсюда рыси в заповедном лесном массиве ежегодно должны были бы уничтожать от 600 до 1600 зайцев, что составляет от 1,8 до 5,0 зайцев на 1 км². Расчет был сделан по зимнему питанию рыси, без учета сезонных его изменений.

Проследим справедливость расчета А. М. Кончица для зимы 1949/50 г. Показатель плотности зайца-беляка был около 1,35 на 1 км². В пределах заповедника, следовательно, было около 432 зайцев. Рысей было 12 шт. Значит, на каждую рысь приходилось в год только 36 зайцев, и то при истреблении ими всех зайцев. Однако к концу зимы 1949/50 г. заметного уменьшения встречаемости зайцев не замечалось.

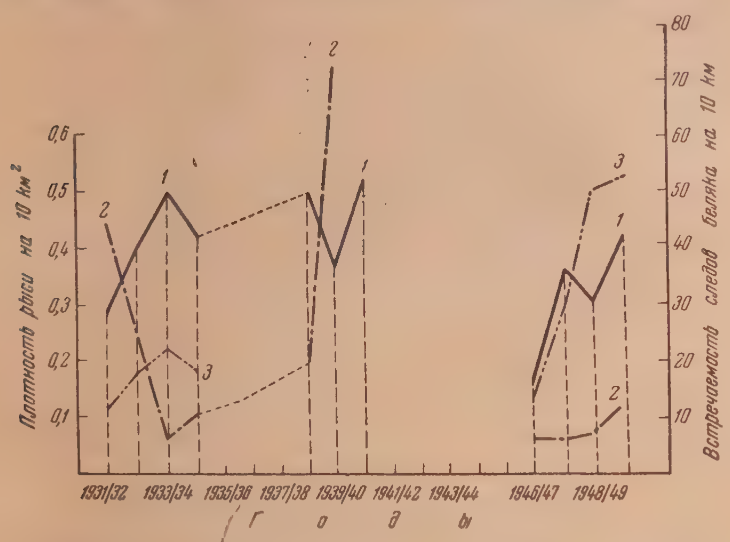
Из этих данных мы заключаем, что А. М. Кончиц допустил ошибку: количество зайцев, ежегодно истребляемых рысью в годы малочисленности зайцев, значительно меньшее, чем он полагал. Несомненно, что при малочисленности беляка рысь терпит лишения, но она не только не исчезает совсем, но может даже увеличиться в числе.

Зарубежные исследования по динамике численности рыси и зайца основаны на статистике заготовок на больших территориях. С. А. Северцов (1941) убедительно показал, что в кривых, построенных по этим цифрам, отражены асинхронные изменения численности нескольких отдельных популяций обоих видов. Он показал также, что при капканном (самоловном) промысле добычливость есть следствие не роста численности добываемого вида, а недостатка пищи. Позже это подтвердил В. П. Теплов на материале по горностаю в верховьях р. Печоры. Несомненно, эти же недостатки свойственны и той кривой заготовок рыси и беляка по Коми АССР (1922—1942 гг.), которая была помещена в монографии С. П. Наумова (1946).

Сопоставление наших данных по встречаемости следов рыси и беляка в бывш. Центрально-лесном заповеднике с соответствующими многолетними данными по Печоро-Илычскому заповеднику (Теплов, 1948) показывает, что разновременность в ходе изменений численности отдельных популяций рыси и беляка действительно имеет место. Это подтверждает правильность теоретических расчетов С. А. Северцова. В Печоро-Илычском

заповеднике «пик численности» рыси был в 1939/40 г., а у нас — в 1940/41 г.

К сожалению, у нас нет полных данных за все 19 лет, но и имеющиеся цифры позволяют сделать ряд выводов (см. рисунок). В первые 4 года (1930/31—1933/34) наблюдалась ярко выраженная отрицательная зависимость между численностью рыси и беляка. «Пик численности» рыси отстал от такового у беляка на 2 года, подтверждая этим указания А. Н. Формозова (1935) и С. П. Наумова (1946). Дальнейшее, после



Изменение численности рыси и зайца-беляка в бывш. Центрально-лесном заповеднике

1 — плотность рыси на 10 км², *2* — встречаемость следов зайцев на 10 км, *3* — показатель следовой активности рыси

1933/34 г., падение численности рыси совпало с началом подъема ее у беляка. За следующие 3 года данных нет. Численность беляка постепенно нарастала, а затем от 1938/39 к 1939/40 г. дала резкий скачок вверх.

Численность рыси в 1938/39 г. была выше, чем в 1934/35 г. К 1939/40 г. она упала. Зависимость оказалась опять отрицательной. Растущая численность беляка не смогла удержать численность рыси даже на прежнем уровне. К 1940/41 г. численность рыси достигла максимума, после чего обстоятельства военного времени прервали учетные работы до 1946/47 г.

Таким образом, в данном случае мы имеем не частичную, прямую корреляцию, о которой писал Мак Люлич (0,55 ± 0,05), а отрицательную корреляцию, которая показывает, как это уже заметил С. П. Наумов, что падение численности зайца-беляка происходит независимо от деятельности рыси.

В первые 4 года эта отрицательная зависимость, вероятно, была связана с питанием рыси ослабевшими, больными и павшими зайцами. После «пика численности» 1931/32 г. падеж беляка, по нашим данным, растянулся на три сезона.

Причина депрессии численности рыси в период между 1940/41 и 1947/48 г. нам неизвестна. Промысла рыси в районе наших исследований в этот период не было совершенно. Численность беляка была невысокой. В период 1946/47—1949/50 гг. мы наблюдали весьма низкую его численность, постепенно возрастающую.

В начале численность рыси была наиболее низкой за все годы учета. На следующий год она быстро поднялась до уровня 1939/40 г., после чего вновь несколько упала, а к 1949/50 г. почти достигла уровня 1934/35 г.

За эти 4 года следовая активность рыси (среднее число следов на одну рысь) неуклонно и быстро растет, так как кормовые условия ухудшаются. В первые 3 года никакой зависимости в динамике численности рыси от таковой зайца-беляка не наблюдается, а с 1948/49 к 1949/50 г. наблюдается параллельный рост численности обоих видов.

Отсюда мы видим, что взаимоотношения изучаемых видов отнюдь не неизменны и постоянны — зависимость между ними может быть положительной и отрицательной. При низкой численности беляка она может отсутствовать.

Таким образом, межвидовые отношения между рысью и беляком далеко не так просты и неизменны, как это казалось.

Сопоставление следовой активности со встречаемостью следов беляка за первые 4 года (табл. 1 и 7) дает четкую отрицательную зависимость, которой и следовало ожидать: встречаемость следов беляка в первые 3 года неуклонно падает, а следовая активность рыси — растет. Чем меньше плотность объекта добычи, тем длиннее должен быть ночной след охотящейся рыси. Неизбежно возрастает количество пересечений ее следа учетными ходами. Чем больше зайцев, тем короче ночной след рыси. Чем меньше зайцев, тем выше показатель следовой активности рыси, и наоборот, но полной параллельности здесь нет.

Таблица 8

Число рысей и показатели их следовой активности в зависимости от встречаемости зайца-беляка

(По данным А. М. Кончица и П. Б. Юргенсона)

№ п/п	Показатели	1931/32 г.	1932/33 г.	1933/34 г.	1934/35 г.
1	Число рысей в заповеднике	6—9*	16—13	18—16	12—14
2	Плотность их на 10 км²	0,30	0,43	0,53	0,46
3	Средняя длина суточного перехода	8,6	7,7	14,3	11,4
4	Число троплений	5	7	11	8
5	Встречаемость зайца-беляка на 10 км	44,2	11,3	6,3	10,4

* Первая цифра — в 1-ю половину зимы, вторая — во 2-ю половину зимы.

В последние 4 года (1946/47—1949/50) показатель следовой активности резко растет в связи с плохими кормовыми условиями, но здесь он растет параллельно росту численности рыси (что вполне понятно) и независимо от изменений численности беляка, резко снизившейся. Однако эта зависимость отсутствует лишь при сопоставлении изменений численности и активности по отдельным промысловым сезонам. В стационарном же и топографическом распределении, как мы ранее видели, она была выражена очень четко.

Из данных табл. 8 видно, что протяженность суточного (ночного) перехода рыси изменяется параллельно изменениям в частоте встречаемости следов зайца-беляка. На переходах след рыси тянется почти прямолинейно, как у росомахи, в пределах же участков суточной активности зайцев след рыси становится очень извилистым и сильно петляет на протяжении нескольких гектаров. Обычно следы рыси тянутся цепочкой. На ходу рысь проваливается в снег довольно глубоко. Вытягивая лапы из снега она оставляет часто на его поверхности заметную «выволоку». К снежному покрову рысь приспособлена лучше волка, но значительно уступает росомахе.

Весовая нагрузка на 1 см² следа у рыси в бассейне р. Печоры (В. П. Теплов) равна 42 г, на северо-восточном Алтае, по данным Г. Д. Дулькейта (1953), 40—60 г — против 27—35 г у росомахи. Несколь-

ко облегчает рыси преодоление высокого снега ее высоконогость — высота в плечах у рыси 55—62 см против 35 см у росомахи. По данным Е. П. Тепловой и В. П. Теплова (1948), по высокому снегу рысь передвигается с трудом, проваливаясь в него на 30 см, но по насту, даже тонкому, передвигается свободно. По А. Н. Формозову (1946), весовая нагрузка на след у подмосковных рысей несколько меньше — 34—39 г на 1 см² (в среднем 36,6 г). А. Н. Формозов, конечно, прав, говоря, что рысь среди других кошек составляет исключение по приспособленности к снежному покрову. Однако это не противоречит тому, что рысь в своем распространении в таежной зоне ограничена высокоснежием и что снег сильно мешает ее подвижности.

Гон у рысей в заповеднике был отмечен А. М. Кончицем впервые 28 февраля 1932 г.; в 1933 г. гон был отмечен 24 января.

По наблюдениям Е. Рымаревой (1933) в Московском зоопарке, в 1930—1933 гг. начало гона у рысей приходилось на 27—29 февраля, а конец на 14 марта — 30 апреля. У молодых самок течка начиналась позже.

Таким образом, в 1932 г. гон у рысей в природе по срокам совпадал с таковым в зоопарке, а в 1933 г. проходил на месяц раньше, что, вероятно, связано с условиями кормления и содержания в неволе. Срок беременности в зоопарке был установлен в 67—74 дня. Молодые рождались в период с 26 мая по 4 июня.

Из врагов рыси ей опасны лишь волки. В заповеднике по следам на снегу было установлено, что два волка схватили и съели рысь, не успевшую вскочить на дерево.

Выводы

1. Предельная насыщенность рысями больших елово-лиственных массивов средней полосы — одна рысь на каждые 2000 га. За 20 лет плотность рыси изменилась от 0,17 до 0,56 на 10 км² с кратностью изменений 2,6.

2. Распределение среднерусской рыси по стациям за ряд лет было тесно связано: а) со встречаемостью следов зайца-беляка, б) с условиями его добывания рысью. Зависимости от встречаемости следов лося и глухаря не наблюдалось. Средняя встречаемость следов рыси по отдельным участкам и группам стаций возрастает параллельно таковой зайца-беляка; при этом чем чаще встречаются следы рыси, тем меньше следов зайца приходится на каждый ее след.

3. Имеются два типа зимнего питания рыси: горный, с преобладанием в нем копытных зверей, и равнинный — с преобладанием зайца-беляка; однако рысь не стенофаг.

4. Длина суточного (ночного) следа рыси находится в отрицательной зависимости от частоты встречаемости следов зайца-беляка и колеблется от 7,7 до 14,3 км.

5. Несмотря на тесную зависимость в межвидовых отношениях, рысь не определяет возникновения депрессий численности зайца-беляка. Постоянной и неизменной взаимозависимости между численностью этих видов нет. Наблюдаются как положительная, так и отрицательная зависимость, а при низкой численности зайца-беляка иногда и отсутствие заметной зависимости в изменениях численности. Выедание рысью не может остановить начавшийся рост численности зайца-беляка. Численность рыси может увеличиваться при низком уровне ее у зайца-беляка.

Литература

Д у л ь к е й т Г. Д., 1953. Значение рыси и росомахи как хищников в алтайской тайге, Сб. «Преобразование фауны», изд. МОИП.

К а п л а н о в Л., 1930. Отчет о поездке в бывш. Осташковский уезд, Мат. об изучении Тверской губ., вып. 7.

Кончиц А. М., 1935. Качественное и количественное состояние охотничье-промысловой фауны Центрально-лесного заповедника, Тр. Центрально-лесного гос. заповедника, вып. 1, Смоленск.— 1937. Динамика годичных изменений численности охотничье-промысловой фауны Центрально-лесного заповедника, там же, вып. 2.
Наумов С. П., 1946. Заяц-беляк, изд. МОИП, М.
Попов В. А., 1952. Результаты изучения и реконструкции фауны наземных позвоночных за 30 лет в ТАССР, Изв. Казанск. филиала АН СССР, серия биол., № 3.
Рымарева Е., 1933. К биологии рыси, Бюлл. зоопарков и зоосадов, № 8—9.
Северцов С. А., 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных, Изд-во АН СССР, М.— Л.
Строганов С. У., 1934. Заметки по фауне промысловых млекопитающих северо-восточной части Западной области, Уч. зап. МГУ, т. 2.
Теплова Е. Н. и Теплов В. П., 1948. Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника, Тр. Печоро-Илычск. заповедника, вып. V.
Формозов А. Н., 1935. Колебания численности промысловых животных, КОИЗ, М.— 1946. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц, изд. МОИП, М.
Юргенсон П. Б., 1933. Динамика годичного прироста и эффективность заповедности, сб. «Природа и соц. хоз-во», т. 6, М.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

БИОМЕХАНИКА РИКОШЕТИРУЮЩЕГО ПРЫЖКА У ГРЫЗУНОВ

П. П. ГАМБАРЯН

Зоологический институт АН Армянской ССР

Ховелль (Howell, 1944) разбирает типы бега у млекопитающих и выделяет два основных направления приспособления к бегу. Первое из них характеризуется прыжками на задних конечностях, с полным отрывом передних конечностей от земли. При этом типе бега имеется только одна фаза свободного висения в воздухе (рис. 1, *А*). Ховелль назвал такой тип бега рикошетирующим. Второе направление характеризуется двумя фазами свободного висения в воздухе: первая фаза — после отталкивания задними конечностями, с максимально вытянутыми передними и задними конечностями; вторая фаза — после отталкивания передними конечностями, с перекрещенными конечностями (рис. 1, *Б*).

Мы поставили себе задачей изучить наиболее резко выраженные изменения в строении органов системы движения задних конечностей, возникшие в процессе приспособления задних конечностей к рикошетирующему типу прыжка у грызунов. Больше всего внимания мною было уделено

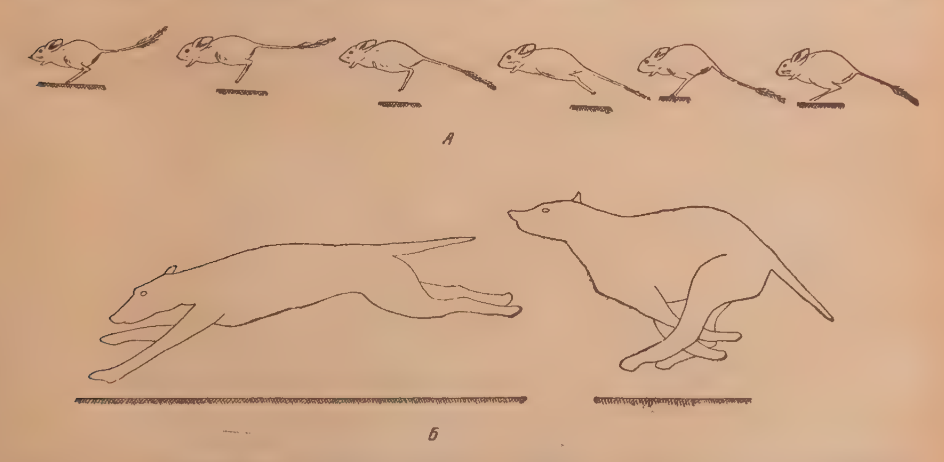


Рис. 1. *А* — однофазный рикошетирующий прыжок тушканчика, *Б* — двухфазный бег собаки

начальному этапу приспособления к рикошетирующему прыжку, который изучался на крысе; для более полного представления о процессе изменения мускулатуры изучалось большое количество разнообразных грызунов, на основе анализа которых подтверждались выводы об особенностях строения приспособленного к рикошетирующему бегу грызуна — тушканчика.

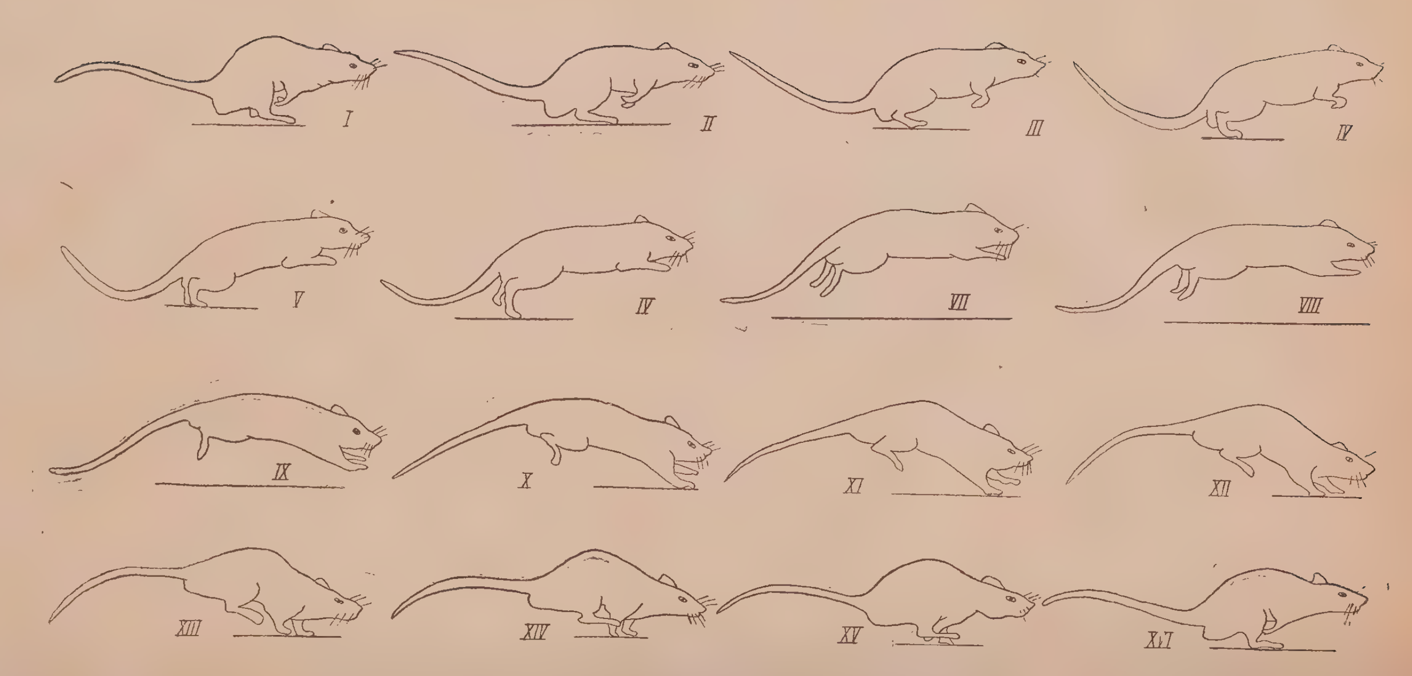


Рис. 2. Последовательные моменты прыжка крысы (I — XVI)

Материал и методика

Материалом для этой работы послужили следующие виды грызунов: 1) крыса серая (Rattus norvegicus), 2) тушканчик (Allactaga williamsi), 3) хомяк (Cricetus auratus), 4) нутрия (Myocastor coypus), 5) слепушонка (Ellobius lutescens), 6) слепец (Spalax leucodon), 7) прометеева полевка (Prometheomys schaposchnikovi), 8) полчок (Glis glis), 9) хомячок (Cricetulus migratorius), 10) персидская белка (Sciurus persicus), 11) суслик (Citellus citellus) и 12) общественная полевка (Microtus socialis).

Для биомеханического анализа хомяк, крыса, тушканчик подвергались киносъемке со скоростью 80 кадров в 1 сек. С негативов производились отпечатки последовательных моментов прыжка. Величина отпечатков соответствовала величине снимаемого объекта. В контуры, полученные с этих отпечатков, зарисовывался в виде схематических линий скелет зверька, вскрытая тушка которого укреплялась булавками на воске в положении, соответствующем изучаемому кадру. Скорость движения во время прыжка изучалась прямыми измерениями от края кадра.

Относительная сила мускулов определялась посредством взвешивания каждого мускула всех изученных грызунов. Кроме того, для каждого мускула определялись границы прикрепления и направление хода волокон по отношению к скелету.

Роль мускулатуры во время прыжка

За 1 сек. при беге галопом крыса делала несколько больше пяти прыжков. Таким образом, при нашей съемке (съемка оператора Вартаняна) весь прыжок разлагается на 15 кадров (I кадр аналогичен XVI)

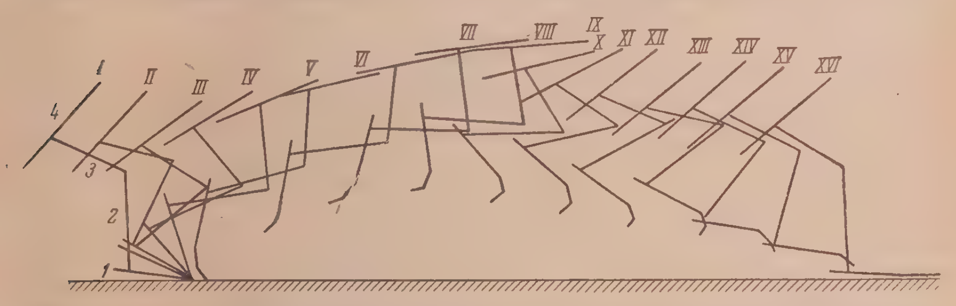


Рис. 3. Схема скелета задних конечностей в последовательные моменты прыжка крысы (I—XVI)

1 — стопа, *2* — голень, *3* — бедро, *4* — таз

(рис. 2). Весь прыжок делится на три стадии. 1. Стадия отталкивания (рис. 2 и 3, I—VI). Эта стадия в свою очередь делится на подготовительный (I—III) и разгонный (IV—VI) периоды. В подготовительный период происходит сгибание скакательного, коленного и тазобедренного суставов (табл. 1), а в разгонный, наоборот, их разгибание. 2. Стадия свободного висения в воздухе (рис. 2 и 3, VII—IX). В течение этой стадии у крысы происходит подтягивание задних конечностей вперед, чем она коренным образом отличается от животных, бегающих с двумя фазами свободного висения в воздухе. Увеличение размеров прыжков у крыс может привести к еще большему занесению задних конечностей вперед при полете в воздухе, а у некоторых песчанок, которые делают более крупные прыжки, задние конечности в воздухе могут перегнать передние, и падение совершится не на передние конечности, а на задние, как у грызунов с рикошетирующим типом бега. 3. Стадия передней опоры (рис. 2 и 3, X—XV). На этой стадии происходит приземление крысы и начинают работать амортизационные цепи, смягчающие толчок.

Наиболее трудная стадия прыжка — это отталкивание, и именно — подготовительный период, так как в это время происходит растяжение мускулов, требующее затраты энергии (Бернштейн, 1947; Ухтомский,

Изменение величины углов суставов задней конечности во время прыжка крысы (в градусах)

№ кадра	Суставы			№ кадра	Суставы		
	тазобедренный	коленный	скакательный		тазобедренный	коленный	скакательный
1	72	118	100	9	87	76	77
2	63	78	90	10	74	60	50
3	69	73	70	11	60	46	53
4	83	76	72	12	60	50	63
5	109	94	80	13	53	52	64
6	109	108	117	14	67	77	65
7	108	107	107	15	68	100	83
8	92	82	107	16	72	120	98

1952). Направление движения зависит от направления усилий мускулатуры в начальный момент разгона (рис. 4).

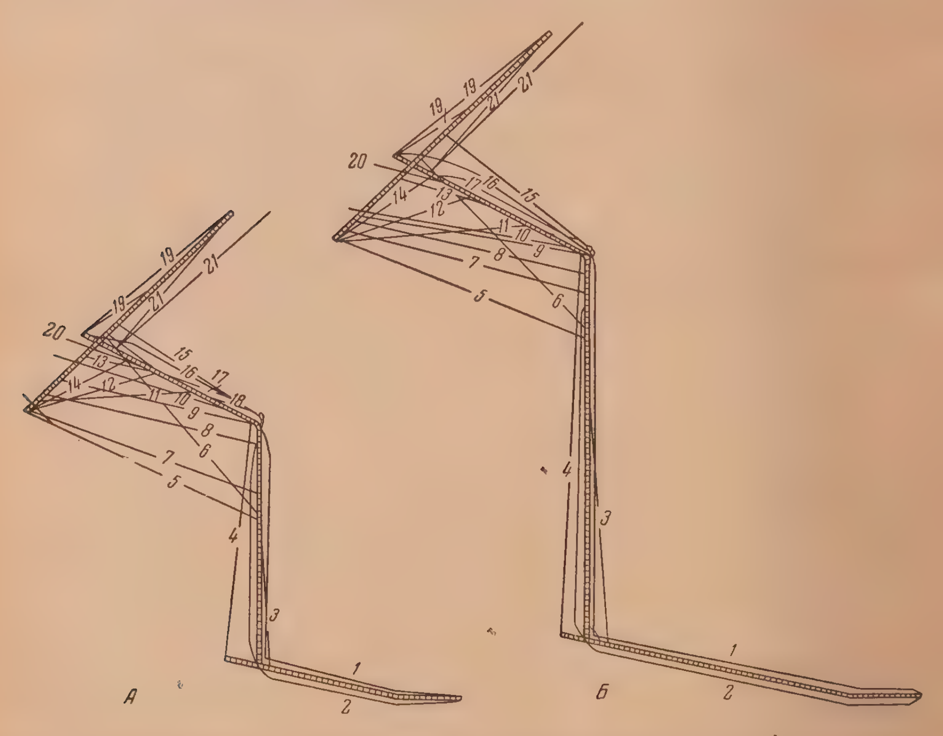


Рис. 4. Схема органов системы движения задней конечности крысы (*А*) и тушканчика (*Б*).

Заштрихованные толстые линии — скелет, тонкие линии — равнодействующие мускулов. *1* — разгибатели, *2* — сгибатели пальцев, *3* — большеберцовый передний, *4* — икроножный, *5* — полусухожильный, *6* — стройный, *7* — полуперепончатый задний, *8* — полуперепончатый передний, *9* — двуглавый передний, *10* — предполуперепончатый, *11—12—13* — аддукторы (*11* — большой, *12* — короткий, *13* — длинный), *14* — квадратный бедра, *15* — прямой бедра, *16* — обширный латеральный, *17* — тот же медиальный, *18* — тот же промежуточный, *19* — малый и средний ягодичные, *20* — задняя порция наружного ягодичного, *21* — подвздошно-поясничный

Этот момент послужил схемой для решения вопроса о роли мускулатуры во время рикошетирующего прыжка.

Всю заднюю конечность можно разделить на три звена: скакательный сустав, коленный сустав и тазобедренный сустав, а мускулатуру можно разделить на следующие естественные группы, объединяемые общей функцией: 1) разгибатели скакательного сустава, 2) разгибатели коленного сустава, 3) разгибатели тазобедренного сустава, 4) сгибатели его же и 5) разгибатели спины. Эти группы мускулов при действии на скелет в период разгона осуществляют прыжок.

Таблица 2

Изменения пяточного бугра и икроножного мускула в связи с приспособлением к рикошетирующим прыжкам

Вид животного	Отношение длины пяточного бугра к длине стопы (*а*)	Отношение веса икроножного мускула к весу скелета (*б*)	Произведение $a \times б$
Spalax leucodon	0,26	1,64	0,43
Ellobius lutescens	0,21	2,21	0,46
Prometheomys schaposchnikovi	0,17	2,90	0,49
Cricetus auratus	0,21	2,35	0,49
Rattus norvegicus	0,15	3,63	0,53
Glis glis	0,14	4,10	0,59
Allactaga williamsi	0,093	13,03	1,21

1. Разгибатели скакательного сустава. Скакательный сустав является рычагом второго рода, в котором точкой опоры являются пальцы, точкой сопротивления — место давления голени на стопу, а точкой приложения — верхушка пяточного бугра. В этом суставе скорость движения зависит от силы сокращения икроножного мускула, от удлинения стопы и от укорачивания пяточного бугра. А так как увеличение размеров прыжка, необходимое при приспособлении к рикошетирующему типу бега, зависит от скорости разгибания скакательного сустава, мы отмечаем соответствующие изменения в этой области (табл. 2).

Отмеченная в табл. 2 зависимость между относительным усилением икроножного мускула и относительным сокращением величины пяточного бугра тем более интересна, что она противоречит принятому мнению о прямой зависимости увеличения бугров от усиления натяжения мускулов (Лесгафт, 1905; Долго-Сабуров, 1930).

Рис. 5. Схема прикрепления икроножного мускула

а — бедренная кость, *б* — везалиева косточка, *в* — икроножный мускул, *г* — связка, соединяющая везалиеву косточку с бедренной костью; *1* — центр движения коленного сустава, *2* — продольная ось бедра, *3* — параллельная ей линия, *4* — линия пучков связки *г*

Кроме полезного влияния на разгибание скакательного сустава, икроножный мускул оказывает вредное для прыжка влияние — сгибание коленного сустава. Для уменьшения этого возникает оригинальное приспо-

собление в прикреплении данного мускула на бедренной кости. Во-первых, он прикрепляется почти на уровне центра движения в этом суставе, а во-вторых, пяточный и оба икроножных мускула начинаются на латеральной и медиальной везалиевых косточках, которые в свою очередь прикрепляются связками к латеральному и медиальному надмыщелкам бедренной кости. Направление волокон связки почти совпадает с продольной осью бедра (рис. 5). В связи с таким началом икроножного мускула он почти не оказывает влияния на сгибание коленного сустава.

2. Разгибатели коленного сустава. Для прыжка большое значение имеет сила разгибания коленного сустава, так как через головку бедренной кости передается основной толчок туловищу. При нижней опоре подвижной точкой служит проксимальный конец бедренной кости, и сила разгибания прямо пропорциональна удлинению бедренной кости, на проксимальном конце которой начинаются разгибатели коленного сустава. Но одновременно удлинение бедренной кости уменьшает скорость разгибания коленного сустава, и поэтому в филогенезе прыгающих форм происходит чрезвычайное удлинение стопы и голени при менее выраженном росте длины бедра и таза. Отражение этого процесса наблюдается в онтогенезе современных форм (табл. 3).

Таблица 3

Рост линейных размеров костей задних конечностей в онтогенезе *

Стадия развития	Allactaga williamsi				Cricetulus migratorius			
	Отношение длины костей к длине туловища							
	таз	бедро	голень	стопа	таз	бедро	голень	стопа
Последний момент эмбриогенеза (*а*)	0,197	0,183	0,180	0,253	—	—	—	—
Новорожденный (*а*)	—	—	—	—	0,212	0,203	0,194	0,178
Взрослые (*б*)	0,206	0,27	0,39	0,47	0,182	0,182	0,182	0,136
Отношение *а* к *б*	1,05	1,47	2,16	1,85	0,86	0,9	0,94	0,765

* Приведены данные из курсовой работы студента К. Казаряна.

Таблица 4

Развитие головок четырехглавого мускула бедра в связи с приспособлением к прыжкам

Вид животного	Отношение веса головок четырехглавого мускула к общему весу скелета			
	латеральная	медиальная	промежуточная	прямая
Cricetus auratus	2,44	1,81		2,75
Rattus norvegicus	2,98	0,93	0,97	2,49
Glis glis	3,35	1,11	0,48	2,30
Citellus citellus	3,82	1,02	0,37	3,00
Sciurus persicus	6,40	1,80	0,72	4,65
Allactaga williamsi	10,28	3,07	0,74	3,04

Разгибание коленного сустава происходит с тем большей силой, чем проксимальнее прикрепление разгибателей его и чем ближе к прямому углу направление волокон этих мышц по отношению к продольной оси бедра. Этим объясняется, что из четырех головок четырехглавого мускула бедра сильнее всего развивается латеральная головка его (табл. 4).

Кроме того, в связи с приспособлением к рикошетирующему прыжку у тушканчика латеральная головка целиком начинается от верхушки большого вертлуга и отходит от него под углом в 38°, в то время как у крысы этот угол равен 25° и начало распространяется на гребень большого вертлуга бедренной кости (рис. 6).

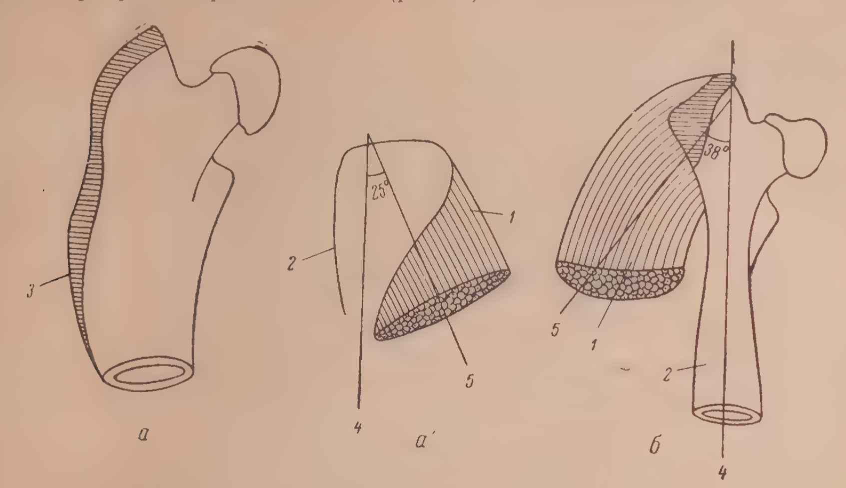


Рис. 6. Схема начала латеральной головки четырехглавого мускула крысы (*а* — *а'*) и тушканчика (*б*)

1 — латеральная головка четырехглавой мышцы, *2* — бедро, *3* — площадь начала этой мышцы, *4* — продольная ось бедра, *5* — направление волокон этой мышцы

3. Разгибатели тазобедренного сустава. Функцию разгибания тазобедренного сустава выполняют три группы мускулов: ягодичная, заднебедренная, оканчивающаяся на бедре, и заднебедренная, оканчивающаяся на голени. Обе заднебедренные группы мускулов действуют на рычаг первого рода, где коротким рычагом служит расстояние от точки приложения мускула на крестце и седалищной кости до ацетабулярной впадины, а длинным плечом рычага служит расстояние от этой же впадины до центра тяжести животного. Точкой опоры этого рычага является головка бедренной кости. Ягодичная группа действует на рычаг третьего рода, где точкой опоры является та же головка бедренной кости, точкой приложения служит крыло подвздошной кости, от которой начинаются ягодичные мускулы, а точкой сопротивления является центр тяжести животного.

Разгибание тазобедренного сустава имеет огромное значение для быстрого передвижения животных, так как преодоление всего веса прыгающего животного ложится именно на этот сустав. Поэтому разгибатели тазобедренного сустава особенно сильно изменяются в сторону усиления. Но у разных животных могут усиливаться разные группы разгибателей тазобедренного сустава. У приспособленных к рикошетирующему бегу грызунов наибольшего развития достигает часть мускулов из заднебедренной группы, оканчивающихся на голени, в то время как у однокопытных наибольшего развития достигает ягодичная группа (Удовин и Яньшин, 1951), а у хищников заднебедренная, оканчивающаяся на бедренной кости. Причины такого различия в развитии компонентов разгибателей тазобедренного сустава составляют предмет особой статьи, и здесь я на них останавливаться не стану.

Заднебедренная группа, кроме выгодной для прыжка роли разгибания тазобедренного сустава, имеет и отрицательную роль — для мускулов, оканчивающихся на бедренной кости, оттягивание последней назад, а для мускулов, оканчивающихся на голени,— сгибание скакательного сустава.

Эта роль тем значительнсе, чем дистальнее окончание равнодействующих этих мускулов в связи с увеличением рычага работы. Поэтому наибольшего развития из заднебедренной группы достигают передний двуглавый мускул, передний полуперепончатый мускул и квадратный бедра (табл. 5).

Таблица 5

Изменение относительной силы мускулов заднебедренной группы в связи с приспособлением к рикошетирующему прыжку

Вид животного	Отношение к общему весу скелета веса мускулов			
	двуглавого переднего	полуперепончатого переднего	квадратного бедра	суммы остальных мускулов заднебедренной группы
Cricetus auratus	2,32	0,51	0,50	26,10
Spalax leucodon	0,39	1,18	0,43	7,25
Ellobius lutescens	0,97	2,19	0,71	6,97
Glis glis	3,10	—	0,67	17,07
Myocastor coypus	2,77	—	0,19	16,07
Rattus norvegicus	1,33	3,74	0,69	15,18
Sciurus persicus	4,57	3,40	0,49	24,95
Allactaga williamsi	22,76	12,29	1,50	12,75

Из табл. 5 видно, что усиливаются из всей заднебедренной группы только приведенные выше три наиболее выгодно расположенные мускула, в то время как остальные мускулы этой группы не только не усиливаются, но даже, наоборот, относительно ослабляются. Особенно разительно усиление двуглавого переднего мускула, который у тушканчика, по сравнению с другими грызунами, усиливается по крайней мере в пять раз. Интересно, что прикрепление равнодействующей этого мускула у тушканчика (рис. 4) также меняется и он оканчивается почти у самого проксимального конца голени, и даже больше — основная часть пучков мышцы оканчивается на прямой связке колена и оказывается разгибателем, а не сгибателем коленного сустава.

Таблица 6

Изменение прикрепления сгибателей тазобедренного сустава в связи с приспособлением к рикошетирующим прыжкам

Вид животного	Отношение рычага приложения к рычагу работы	
	прямого бедра	гребешкового
Cricetus auratus	0,16	0,05
Glis glis	0,24	0,01
Rattus norvegicus	0,31	0,01
Allactaga williamsi	0,43	0,16

4. Сгибатели тазобедренного сустава. К ним относятся две мышцы — прямая бедра и гребешковая. Они играют роль фиксаторов тазобедренного сустава, которые предотвращают чрезмерное разгибание его, тем самым способствуя более горизонтальному направлению движения во время прыжка. Перемещение начала сгибателей несколько вперед усиливает их роль благодаря увеличению рычага приложения, а так как приспособление к рикошетирующему прыжку приводит, как говорилось выше, к чрезмерному развитию разгибателей тазобедренного сустава, мы можем ожидать или соответственного усиления этих мускулов, или некоторого перемещения их начала вперед. Действительно, у тушканчика, по сравнению с другими грызунами, начало прямого мускула бедра довольно значительно перемещается вперед (табл. 6).

5. Разгибатели спины. К этой группе относится комплексный мускул m. sacrospinalis, который каудально представляет собой единственный сильно развитый мускул, а краниально постепенно разделяется на ряд мускулов (подвздошно-реберный, длиннейшие, многораздельные, остистый и полуостистый и т. д.). Разгибатели спины имеют большое значение во время прыжка в связи с тем, что они, поднимая переднюю часть туловища, содействуют правильному положению его перед отрывом от земли. Особенно сильно они должны развиваться у животных, которые в связи с приспособлением к прыжкам совсем перестают во время последних падать на передние конечности, из-за чего вся тяжесть туловища удерживается только разгибателями спины. Поэтому мы наблюдаем чрезвычайное их развитие у тушканчика (табл. 7).

Таблица 7

Отношение веса разгибателя спины к весу скелета у грызунов

Вид животного	Относительный вес	Вид животного	Относительный вес
Spalax leucodon	14,5	Sciurus persicus	31,0
Ellobius lutescens	17,9	Rattus norvegicus	39,9
Microtus socialis	21,6	Allactaga williamsi	66,6

Описывая орган амортизации, я отмечал (Гамбарян, 1951), что наиболее типично он выражен у крысы (Rattus norvegicus). Орган амортизации работает для смягчения толчка, получаемого при падении на передние конечности, и, казалось бы, он должен был бы быть наиболее совершенным у животных, делающих большие прыжки. На самом же деле мы видим, что он становится более совершенным до определенного увеличения размеров прыжков; так, например, у крысы он более совершенен, чем у хомячка, но уже у песчанок, которые делают значительно бо́льшие по размерам прыжки, он становится менее совершенным. Объяснение этому явлению можно найти в следующих условиях специализации к рикошетирующему типу прыжка. С увеличением размеров прыжка увеличивается занос задних конечностей вперед в стадии свободного висения в воздухе, и не только стадия передней опоры становится крайне кратковременной, но и толчок, передаваемый на туловище, очень уменьшается за счет быстрого движения вперед и почти полной амортизации толчка в разгибательном движении передних конечностей.

В заключение нужно сказать, что приспособление к рикошетирующему бегу приводит к изменениям органов системы движения. Из этих изменений отметим следующие:

1. Приспособление к быстрому разгибанию скакательного сустава приводит к удлинению стопы, укорочению пяточного бугра и усилению икроножного мускула.

2. Удлинение голени способствует большей скорости движения в проксимальных отделах конечности.

3. Из разгибателей коленного сустава наибольшего развития достигает латеральная головка четырехглавого мускула, которая начинается на бедре наиболее выгодным для сильного разгибания последнего образом.

4. Из разгибателей тазобедренного сустава наибольшего развития достигает передняя головка двуглавого мускула бедра, которая в своем окончании становится разгибателем, а не сгибателем коленного сустава и усиливается по крайней мере в пять раз по сравнению с таковой других

грызунов. Второе место занимает передняя полуперепончатая мышца, а остальные мышцы заднебедренной группы не только не усиливаются, но даже, наоборот, зачастую ослабляются по сравнению с этими мускулами у других грызунов.

5. Сгибатели тазобедренного сустава в своем начале, при приспособлении к рикошетирующему прыжку, перемещаются краниально; тем самым их действие усиливается за счет увеличения плеча рычага, на который они действуют.

6. Приспособление к рикошетирующему прыжку с полным отрывом передних конечностей от земли приводит к сильному развитию разгибателей спины, на которые ложится вся тяжесть туловища при падении на землю в последнюю стадию прыжка.

7. Увеличение размеров прыжка до определенной стадии приводит к усовершенствованию органа амортизации позвоночного столба, а последующее увеличение прыжка — к уменьшению его совершенства в связи с амортизацией толчка уже другими способами.

Литература

Бернштейн Н. А., 1947. О построении движений.

Гамбарян П. П., 1951. Роль остистого отростка второго грудного позвонка некоторых грызунов, Зоол. журн., т. XXX, вып. 2.

Долго-Сабуров Б. А., 1930. Роль мышц в морфогении скелета, Изв. Н.-иссл. ин-та им. Лесгафта, т. XVI, вып. 1 и 2.

Лесгафт П. Ф., 1905. Основы теоретической анатомии, ч. 1, изд. 2-е, СПб.

Удовин Г. М. и Яньшин К. И., 1951. Относительный вес мускулов конечности лошади, Тр. Чкаловск. с.-х. ин-та, т. IV, вып. 1.

Ухтомский А. А., 1952. Собрание сочинений, т. III, Л.

Howell A. B., 1944. Speed in animals.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА РЫЖИХ ПОЛЕВОК И ОПЫТ ЕГО ПРИМЕНЕНИЯ

Т. В. КОШКИНА

Кандалакшский государственный заповедник

В 1949 и 1950 гг. мы собирали материал по экологии трех видов рыжих полевок в Лапландском заповеднике. Небольшой дополнительный материал собран там же летом 1951 г., а в 1952 г. также в районе Кандалакшского заповедника [1].

Для определения возрастного состава популяций рыжих полевок, кроме весового признака, использовались различия в строении зубов животных.

Определение возраста рыжих полевок

В большинстве работ по мышевидным грызунам вес зверьков употреблялся как единственный возрастной признак, но многие авторы указывали на малую его достоверность (Фенюк и Шейкина, 1940; Наумов, 1948; Варшавский и Крылова, 1948, и др.).

Известно, что у молодых рыжих полевок зубы не имеют корней; у взрослых появляются корни, которые с возрастом увеличиваются (Виноградов, 1927; Огнев, 1950; Кириков, 1952; Разоренова, 1952). В послед-

Таблица 1

Количество добытого и обработанного материала за 1949 и 1950 гг.

Вид полевки	1949 г.*	1950 г.
	Число полевок	
Красносерая полевка (Clethrionomys rufocanus)	950	1340
Европейская рыжая полевка (C. glareolus)	716	298
Красная полевка (C. rutilus)	161	67

* В 1949 г. отлов производился с конца марта по ноябрь (ежемесячно), в 1950 г. — с апреля по сентябрь (ежемесячно).

[1] В сборе материала в летние периоды мне помогали юннаты. Обрабатывая черепа добытых полевок, я пользовалась указаниями А. П. Разореновой, которой приношу мою искреннюю благодарность. Особенно мне хочется поблагодарить В. В. Кучерука, руководившего обработкой материала.

них работах Мор (Mohr, 1950) и Василевского (Wasilewski, 1952) величина корней зубов применялась в качестве критерия для определения возраста европейских рыжих полевок при анализе состава их популяции.

На основании обработки черепов европейских рыжих полевок, добытых в Беловежской Пуще в разные сезоны, и зверьков, содержавшихся в неволе, Василевский (1952) установил, что корни зубов появляются в конце 2-го месяца жизни полевок и растут равномерно, увеличиваясь в длину на 0,15 мм за месяц.

Мною была проведена сравнительная обработка большой серии черепов всех трех видов рыжих полевок, добытых с марта по ноябрь 1949 г. (табл. 1). Оказалось, что на протяжении всех сезонов можно было ясно различить старых, перезимовавших зверьков рождения 1948 г. и молодых зверьков рождения 1949 г.

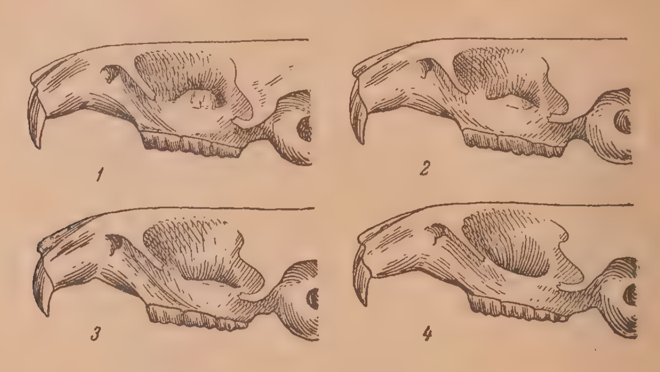


Рис. 1. Редукция выступа максиллярных костей с возрастом у красносерой полевки

1 — череп полевки первого выводка в возрасте 0,5—2 мес. (июнь — август), *2* — то же в возрасте 2,5-4 мес. (август — сентябрь), *3* и *4* — черепа перезимовавших полевок в возрасте 8 — 15 мес. (апрель — октябрь); скуловая дуга обломлена

У молодых полевок в глазничную область черепа вдается округлый выступ максиллярных костей (рис. 1). Этот выступ бывает хорошо заметен у красносерых полевок в возрасте примерно до 4 месяцев, а у европейских и красных полевок в возрасте до 1,5—2 месяцев. Молодых зверьков в этом возрасте легко отличить от перезимовавших, не очищая их зубов. Но у полевок старшего возраста выступы костей в глазничную область сокращаются и исчезают, и тогда приходится различать две указанные возрастные группы по наличию или величине корней зубов, подчищая ланцетом челюсть и обнажая зубы (рис. 2).

У европейских и красных полевок корни намечаются в возрасте 2—2,5 месяцев, а у красносерых полевок — на 5—6 месяцев позже, т. е. в возрасте 7—8 месяцев. У красносерых полевок, добытых в конце ноября в возрасте до 6 месяцев, еще не было обнаружено заметных корней. В это время у европейских и красных полевок первого выводка корни составляли по величине $^1/_3$—$^1/_5$ длины всего зуба. В конце зимы (в марте — апреле) уже у всех рыжих полевок имелись корни. У красносерых полевок они только еще намечались или достигали по величине не более чем $^1/_6$ длины зуба. У европейской и красной полевок корни в это время составляли около $^1/_3$ длины зуба. В течение весны и лета у перезимовавших полевок увеличивалась длина корней. У большинства европейских и красных полевок в июле размеры корней уже заметно превышали половину длины всего зуба, а у красносерых полевок корни зубов достигали таких размеров лишь в сентябре — октябре. Дальнейший рост корней у европейской и красной полевок прекратился уже в конце августа — сен-

тябре, а у красносерой полевки продолжался до конца октября, когда были добыты последние перезимовавшие зверьки.

Разное время развития корней зубов у трех видов рыжих полевок связано с неодинаковым характером их питания. Раннее образование корней у европейской и красной полевок приближает эти виды к мышам-



Рис. 2. Образование корней среднего зуба верхней левой челюсти красносерой и европейской рыжей полевок

А — молодые первых выводков, *Б* — старые (перезимовавшие) зверьки; *1* — обнаженные зубы верхней левой челюсти молодой и старой красносерых полевок, *2* — красносерая полевка, *3* — европейская полевка

семеноедам, зубы которых имеют корни с самого рождения. Позднее развитие корней у красносерой полевки сближает ее с зеленоядными серыми полевками, у которых постоянно растут зубы, не имеющие корней.

В 1950—1952 гг. я определяла перезимовавших зверьков сразу же на месте, при обработке материала. Для этого приходилось только подчищать ланцетом один-два зуба (удобнее всего — средний зуб верхней челюсти) и отмечать величину корней или их отсутствие.

Посредством такой обработки материала я смогла различать в популяции полевок три четкие возрастные группы: 1) старые, перезимовавшие зверьки (рождения предыдущего года), 2) молодые половозрелые (рождения текущего года) и 3) молодые неполовозрелые. Кроме того, у европейских полевок осенью можно было отличать по намечающимся корням зубов молодых зверьков первых выводков, родившихся в июне, от зверьков, родившихся позднее.

Сезонные изменения возрастного состава популяции рыжих полевок в лесной зоне Лапландского заповедника

Возрастной состав населения всех трех видов рыжих полевок в конце зимы и весной очень однороден (данные отловов за время с конца марта до июня 1949 и 1950 гг.) и состоит исключительно из перезимовавших зверьков летних и осенних выводков предыдущего года. В первой половине апреля изредка попадались самки красносерых полевок, размножавшиеся летом или осенью предыдущего года (с темными пятнами в матке). В апреле эти самки достигли 9—9,5-месячного возраста. Но подавляющее большинство самок, отловленных в первой половине апреля,

имело совершенно чистые нитевидные матки. Это были зверьки более поздних выводков, родившиеся во второй половине июля, августе и первой половине сентября и ушедшие на зимовку, не достигнув половой зрелости. Их возраст к апрелю был равен 6,5—8,5 месяцам. Во второй половине апреля и в мае среди добытых зверьков не оказалось уже ни одной самки, размножавшейся в предыдущем году.

Во второй половине июня и в начале июля в популяцию полевок вливались молодые, недавно родившиеся зверьки, приступающие к самостоятельному образу жизни. В последних числах июня молодняк составлял в разных стациях от 10 до 50% всей популяции красносерых полевок. У европейских полевок размножение начиналось позже, и молодые стали попадаться в давилки лишь в первой декаде июля. В течение июля и августа процент перезимовавших производителей у всех видов рыжих полевок прогрессивно убывал как за счет гибели старых зверьков, так и вследствие постоянного пополнения популяции молодыми. В июле и августе у красносерых полевок созревали молодые зверьки первых выводков, пополнявшие число производителей. В это время возрастной состав населения полевок отличался наибольшим разнообразием (рис. 6). Встречались красносерые полевки весом от 7 до 55 г, среди европейских,— имеющие вес от 7 до 39 г, были зверьки недавно родившиеся, были и в возрасте до 10—12 месяцев. Осенью, в конце августа — начале сентября, размножение прекращалось, молодые полевки последних выводков подрастали, а те, которые родились раньше, уже не росли и даже теряли в весе; количество старых зверьков продолжало резко сокращаться (табл. 2).

Таблица 2

Убыль процента старых (перезимовавших) зверьков в популяции красносерых полевок из ельников в течение лета и осени

Дата отлова	1949 г.				1950 г.			
	добыто зверьков	из них % перезимовавших			добыто зверьков	из них % перезимовавших		
		всего	самок	самцов		всего	самок	самцов
1—31.V	46	100	37	63	134	100	39	61
26.VI—1.VII	20	50	10	40	62	90	48	42
29—31.VII	66	26	14	12	125	28	15	13
25—31.VIII	165	14	8,5	5,5	208	13	6,5	6,5
8—20.IX	—	—	—	—	67	3	—	3
22.IX—7.X	137	6	3	3	—	—	—	—
22.X—30.XI	149	2	—	2	—	—	—	—

Вымирание перезимовавших полевок заканчивалось в основном в сентябре, т. е. по достижении ими возраста 12—14 месяцев. В 1949 г. единицы дожили до конца октября — начала ноября; последняя старая красносерая полевка (самец) была добыта 28 октября, европейская (самка) — 26 октября, красная (самец) — 10 ноября. Осенью 1950 г., когда усилилась гибель полевок от размножившихся хищников, последние перезимовавшие зверьки были добыты в сентябре. На лесных гарях с худшими защитными условиями исчезновение старых полевок осенью происходило несколько раньше, чем в ельнике. Предельным возрастом для всех трех видов рыжих полевок, обитающих в лесах Лапландского заповедника, можно считать 15 месяцев. Поздней осенью популяция

состояла в основном из молодых зверьков последних выводков. Молодые половозрелые самцы первых выводков полностью исчезли, а размножавшиеся молодые самки ранних выводков частично еще сохранялись и доживали до середины апреля следующего года. В ноябре 1949 г. у красносерых полевок самки весили от 19 до 35 г, самцы — от 18 до 29,5 г.

Отсутствие размножения и депрессия роста зверьков в зимний период обусловливают сходство позднеосенней популяции полевок и ранневесенней следующего года (рис. 3).

С октября — ноября, когда исчезают последние старые перезимовавшие зверьки, и до июня следующего года, когда появляются молодые,

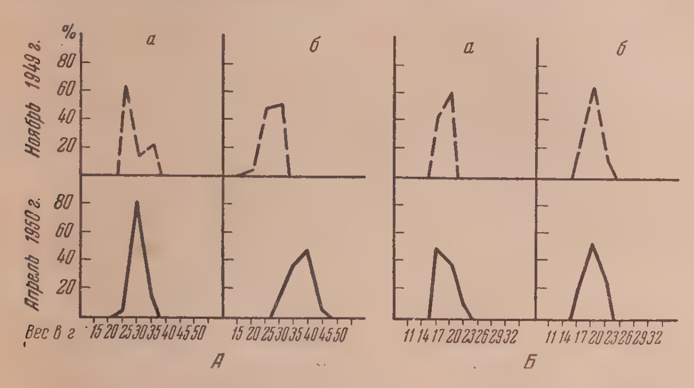


Рис. 3. Состав популяции полевок по весу поздней осенью и в конце зимы следующего года

А — красносерая полевка, *Б* — европейская полевка; *а* — самки, *б* — самцы

популяция полевок однородна по весу зверьков. Поскольку лишь единичные зверьки доживают до 13—15-месячного возраста, погибая к началу второй зимы, можно считать, что практически популяция рыжих полевок в течение года полностью обновляется.

В литературе мы находим немного сведений о продолжительности жизни полевок в естественных условиях. Путем мечения европейских рыжих полевок на площадках в смешанном лесу Московской области Н. П. Наумов (1951) показал, что в течение лета и осени происходила интенсивная гибель перезимовавших зверьков, но все же часть их дожила до сентября. Однако осталось невыясненным, когда исчезли последние перезимовавшие полевки и пережили ли некоторые зверьки вторую зиму (отловы живоловками проводились лишь до 13 сентября). По данным Василевского (1952), в Беловежской Пуще европейские рыжие полевки не переживают второй зимы, в большинстве случаев вымирая в возрасте не более 12—15 месяцев; максимальная продолжительность жизни отдельных зверьков равна 18 месяцам. В. В. Кучерук и А. В. Рюмин (1933), анализируя состав популяции обыкновенных серых полевок по их весу, указывают, что старые самки вымирают полностью к январю, а самцы на 1,5—2 месяца раньше. По данным Н. П. Наумова (1936), в конце октября — начале ноября остается ничтожное количество старых самок серых полевок, а ранней весной старшие возрастные группы совсем отсутствуют. Б. К. Фенюк и М. В. Шейкина (1940), занимаясь мечением серых полевок в скирдах, определили, что предельный возраст самцов равен 8 месяцам, а самок — 10 месяцам. Н. П. Наумов (1948, 1951) считает, что в лучших защитных условиях леса мышевидные грызуны в меньшей степени подвергаются гибели и продолжительность их жизни тут должна быть больше.

Наши данные показывают, что смертность рыжих полевок в северных лесах велика, продолжительность их жизни мала и близка к таковой серых полевок — обитателей открытых ландшафтов.

Соотношение веса и возраста зверьков в разные сезоны

Посмотрим, как происходит рост полевок в течение года и насколько пригоден весовой признак для разделения популяции зверьков на основные возрастные группы.

Уже в сентябре рост молодых зверьков замедляется, а с октября почти вовсе прекращается. Сравнивая средние веса осенней популяции полевок, уходящих на зимовку, со средними весами полевок, добытых в конце зимы, мы видим следующее (рис. 4). Европейские полевки, как самцы, так и самки, за период с октября по март совсем не растут, и даже в апреле не наблюдается еще прибавления в весе. Усиленный рост у этого вида начинается только в мае.

Интенсивный рост красносерых полевок отмечен во время первых же зимне-весенних учетов, проводившихся в конце марта и в апреле. Весной красносерые полевки приступают к размножению также раньше европейских. Интенсивный рост в конце зимы и более раннее начало размножения весной указывают на то, что красносерая полевка лучше европейской приспособлена к суровым условиям Севера.

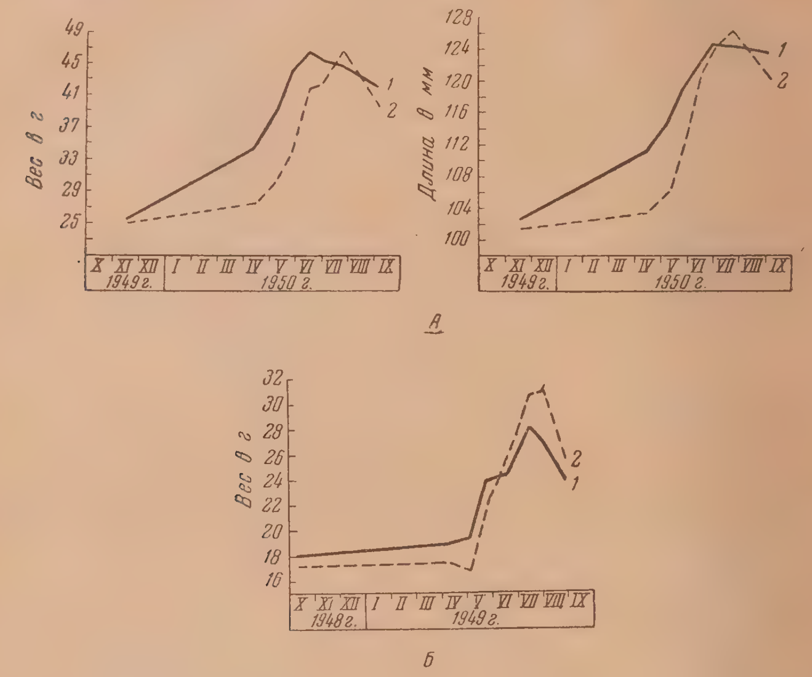


Рис. 4. Изменения среднего веса и средней длины перезимовавших красносерых и европейских полевок (в ноябре взяты вес и длина молодых зверьков, уходящих на зимовку)

А — красносерые полевки, *Б* — европейские рыжие полевки; *1* — самцы, *2* — самки

У обоих видов рыжих полевок самцы весной начинают расти раньше и в апреле — начале мая прибавляют в весе значительно быстрее самок. В мае разница в средних весах самок и самцов достигает 8—10 г у красносерой полевки и 2—4,5 г — у европейской (осенью уходящие на зимовку зверьки имели одинаковый средний вес). В июле у самцов и самок полевок происходит выравнивание весов, или самки становятся в среднем даже несколько крупнее самцов (табл. 3).

Максимального веса старые полевки обычно достигали в июле. Повторное взвешивание пойманных в живоловки меченых зверьков показало, что в августе или даже уже в конце июля многие старые экземпляры заметно теряли в весе (рис. 5).

Однако в конце лета и осенью происходило не только похудание старых полевок, но также исчезновение из популяции крупных зверьков. На это указывает сокращение средних размеров старых полевок (кривые

Таблица 3

Максимальные размеры перезимовавших красносерых и европейских рыжих полевок (вторая половина июля 1950 г.)

Вид полевки	Пол	Вес			Длина		
		средн.	мин.	макс.	средн.	мин.	макс.
Красносерая	Самцы	44,8	38,5	56,0	124,5	110	135
	Самки	46,3	39,5	54,0	126,4	110	135
Европейская рыжая	Самцы	26,7	20,5	39,0	107,5	97	115
	Самки	28,7	23,5	37,0	107,0	104	110

сезонных изменений веса и длины перезимовавших зверьков совершенно аналогичны — рис. 4). В октябре и ноябре в популяции исчезали и самые большие молодые полевки. Это явление можно объяснить вылавливанием хищниками в первую очередь наиболее крупных зверьков.

Молодые зверьки отдельных видов рыжих полевок растут с неодинаковой интенсивностью в несходных местообитаниях и в разные годы. При благоприятных условиях существования в конце лета и осенью веса молодых зверьков первых выводков сравниваются с весами старых, перезимовавших.

У красносерых полевок молодые самки первых выводков во многих стациях росли чрезвычайно быстро, и уже в июле часть молодых самок имела такой же вес, как и старые (рис. 6). В августе и сентябре перезимовавшие самки теряли в весе, наиболее крупные из них вымирали, в то время как молодые самки первых выводков нередко продолжали еще расти.

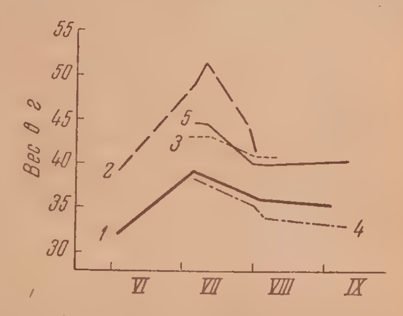


Рис. 5. Изменение веса меченых старых самцов красносерых полевок (данные взвешивания зверьков, попадавшихся в живоловки в 1950 г. не менее четырех раз в разные сроки)

1, 2, 3, 4, 5 — номера меченых полевок

В это время часто бывало совершенно невозможно выделить перезимовавших зверьков по весу. Вариационные кривые весовых групп старых и молодых самок значительно или даже полностью перекрывали друг друга (рис. 6).

Молодые европейские полевки (и самцы и самки) в 1949 и 1950 гг. в период неурожаев полноценных кормов рано переставали расти, в большинстве случаев не достигая веса перезимовавших зверьков и не участвуя в размножении. В 1952 г., при хорошей обеспеченности кормами, молодые европейские полевки интенсивно росли, и в августе их уже нельзя было отличить по весу от старых, перезимовавших (рис. 7).

У рыжих полевок, по моим данным, только в возрасте до 3—4 недель обычна более или менее правильная постоянная зависимость между весом и возрастом. В дальнейшем интенсивность роста полевок сильно зависит от условий их существования. Полевки одного возраста часто резко отличаются размерами. Так, например, самки красносерых полевок в первой половине августа в возрасте 2—2,5 месяцев могут весить 42 и 25 г. Красносерые полевки в возрасте 10—12 месяцев в 1949 и 1950 гг. достигали веса в 56 г (средний вес — 45—56 г), а в 1951 г. вес зверьков такого же возраста не превышал 34 г, равняясь в среднем 29,5 г. В этот год, во второй половине лета, перезимовавших полевок по их весу вполне можно было принять за молодых.

К осени, при благоприятных условиях существования, вес молодых самок первых выводков нередко превышал вес старых, перезимовавших. Так, в августе и сентябре попадались старые самки красносерых полевок в возрасте 11—13 месяцев, весившие 32,33 г. Добытые в это время молодые в возрасте 2—3,5 месяцев имели вес до 42 г. Молодые европейские полевки в некоторые годы к осени достигали веса в 32—34 г, а минимальный вес старых самок в это время бывал равен 22—25 г.

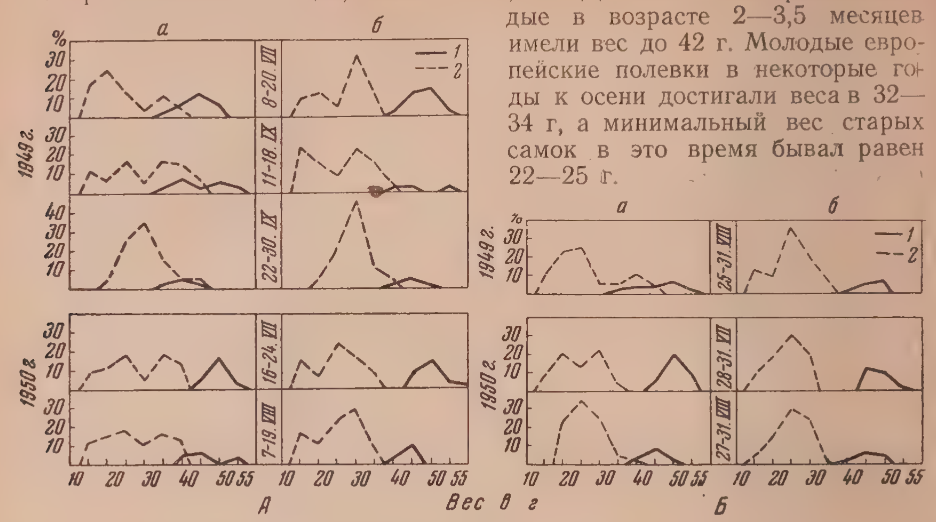


Рис. 6. Состав популяции красносерых полевок по весу и возрасту в различных стациях в разные периоды

А — бор и сосновые гари, *Б* — ельник; *а* — самки, *б* — самцы; *1* — молодые зверьки, *2* — старые, перезимовавшие

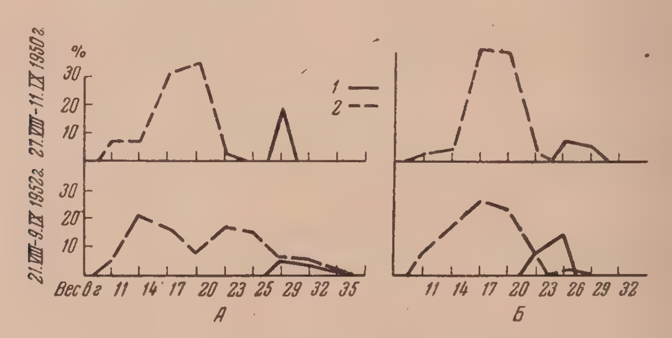


Рис. 7. Состав популяции европейских полевок по весу и возрасту в осенний период в разные годы

А — самки, *Б* — самцы; *1* — молодые зверьки, *2* — старые, перезимовавшие

Заключение

Между весом и возрастом рыжих полевок старше 1 месяца не наблюдается явной корреляции. В конце лета и осенью рост старых (перезимовавших) полевок прекращается, и они даже несколько теряют в весе, а молодые зверьки первых выводков продолжают еще расти, и веса этих двух различных возрастных групп часто сравниваются. В это же время наиболее крупные взрослые зверьки вылавливаются хищниками. Интенсивность роста зверьков сильно варьирует в разные годы и в разных стациях. Таким образом, анализ популяции полевок по весовому признаку не может правильно отражать возрастного ее состава.

Определение возраста рыжих полевок по наличию и величине корней

зубов дает возможность выделять в популяциях полевок основные возрастные группы (перезимовавших и молодых зверьков).

Благодаря применению в своей работе метода определения возраста рыжих полевок в основном по наличию и величине корней зубов я могла установить следующие точные данные: 1) сроки наступления половозрелости молодых зверьков, 2) ход размножения старых и молодых полевок в разных стациях и в разные годы, 3) рост зверьков различных возрастных групп на протяжении года, 4) сезонные изменения возрастного состава популяции, 5) продолжительность жизни полевок в естественных условиях [2].

Кроме того, описанный способ дает возможность определять возраст рыжих полевок по отдельным зубам из экскрементов и погадок хищных зверей и птиц.

Применение метода определения возраста рыжих полевок по зубам и черепным признакам расширяет возможности в изучении их экологии и динамики численности. Этот способ очень прост, нетрудоемок и в то же время достаточно точен.

Литература

Варшавский С. Н. и Крылова К. Т., 1948. Основные принципы определения возраста мышевидных грызунов. 1. Мыши, Сб. «Фауна и экология грызунов», вып. 3.

Виноградов Б. С., 1927. Заметки о млекопитающих Якутии. II. Рыжие полевки, Мат. ком. по изучению Якутской АССР, вып. 18.

Кириков С. В., 1952. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала.

Кучерук В. В. и Рюмин А. В., 1933. Материалы по изучению популяции серой полевки, Сб. работ научных студенческих кружков «Биология», вып. 2.

Наумов Н. П., 1936. Размножение и смертность у обыкновенной полевки Microtus arvalis Pall., Сб. Ин-та зоол. МГУ, № 3.— 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов.— 1951. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов, Фауна и экология грызунов, вып. 4.

Огнев С. И., 1950. Звери СССР и прилежащих стран, т. VII.

Разоренова А. П., 1952. Возрастная изменчивость рыжих полевок (Clethrionomys), Бюлл. МОИП, отд. биол., т. LVII (5).

Фенюк Б. К. и Шейкина М. В., 1940. Длительность жизни в природе полевок Microtus arvalis Pall., Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XIX, вып. 3—4.

Mohr Erna, 1950. Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer, Jena.

Wasilewski W., 1952. Исследования над морфологией Clethrionomys glareolus glareolus Sch. (русское резюме), Ann. Univ. Mariae Curie-Sklodowski, Lublin — Polonia, vol. VII, 3, sec. C.

---

[2] В настоящей статье за недостатком места я остановилась лишь на некоторых результатах своей работы.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ОНДАТРЫ (FIBER ZIBETHICUS L.)

Д. С. ЦЫГАНКОВ

Кафедра биотехники Московского пушно-мехового института

Развитие экологии и изучение закономерностей существования популяций диких животных вызвали интерес экологов к проблеме определения возраста, так как уменье точно определить возраст и знание продолжительности жизни животного являются необходимыми условиями для решения вопросов правильной эксплуатации стада.

Задачи нашей работы по экологии ондатры также привели к необходимости определения возраста этого животного. Изучение имевшихся литературных данных показало отсутствие разработанной методики такого определения, в связи с чем нам пришлось проводить работы и по этому, казалось бы, частному вопросу.

Социалистическая реконструкция охотничье-промысловой фауны Союза, в частности акклиматизация ондатры в районе лесостепья Зауралья, дала возможность произвести массовый выпуск зверей точно известного возраста, помеченных по нашему методу.

Добывая в дальнейшем отмеченных в свое время животных, мы смогли получить значительное количество особей, возраст которых был точно известен, или, как мы их назвали, «эталонных особей». Тщательное изучение их дало возможность найти необходимые, практически достаточные возрастные отличия, которые и были положены в основу простой, доступной и не специалистам, методики определения возраста ондатры.

МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ РАБОТ И СОБРАННЫЙ МАТЕРИАЛ

Для определения возраста млекопитающих исследователи используют различн[ые] признаки возрастной изменчивости. Имеющиеся в этой области работы можно раздели[ть] на две основные группы по методу установления возраста животного. Для животн[ых] с малой продолжительностью жизни, быстрым темпом размножения и роста особ[ей] признаком возрастной изменчивости могут служить вес и размеры тела.

Н. П. Наумов (1937, 1940, 1948) при определении возрастной структуры популяц[ий] различных видов мышевидных грызунов разделял их на две или три весовые категор[ии], выделяя молодых и взрослых зверьков, дополнительно приводя различия в размер[ах] и весе самцов и самок. Однако даже для мелких мышевидных грызунов вес не все[гда] точно коррелирует с возрастом, давая иногда значительные отклонения (Наумов, 19[..], стр. 100).

У животных со значительной продолжительностью жизни и медленным темп[ом] размножения, а также медленным ростом особей изменчивость веса и размеров те[ла] не может служить достаточно точным дифференциально-диагностическим показател[ем] для группы взрослых особей, окончивших свое развитие, вследствие попадания в од[ну] и ту же весовую группу разновозрастных животных. Поэтому исследователи, работа[ю]щие с видами животных, характеризующимися указанными биологическими особенн[о]стями, использовали возрастные изменения зубной системы и частично черепа.

Отдельные авторы пытались использовать и другие признаки. Например, Н. К. В[е]рещагин (1934) при определении возраста особей нутрии до 1 года использовал к[...]; В. А. Попов (1940) для определения возраста видов Mustelinae — os. penis.

Не разбирая подробно, насколько близко к истине подошли в своих выводах исс[ле]дователи, определявшие возраст по изменениям зубной системы, отметим один, общ[ий] для всех и, по нашему мнению, весьма серьезный недостаток: отсутствие хотя неско[ль-]

ких образцов черепов особей, живших в условиях естественной свободы, возраст которых был бы точно известен. Вследствие этого разбивка имевшегося материала на возрастные категории производилась лишь по тому или иному, произвольно выбранному автором признаку изменчивости зубной системы. Правильность заключений и выводов определялась только математическим путем, без дополнительной проверки по образцам черепов особей с известным возрастом. Эта методика не исключала возможности ошибок, особенно для видов животных с несколькими генерациями в сезоне размножения.

Ондатра по своим биологическим признакам — темпу воспроизводства популяции и продолжительности жизни — занимает промежуточное положение между указанными выше двумя группами животных. В целях получения данных необходимой точности нами был принят второй метод определения возраста: именно — по изменению зубной системы, признаку, наиболее точно коррелирующему с изменением возраста. Желая получить животных с бесспорно известным возрастом, мы отлавливали живыми, метили и выпускали затем в водоемы в целях акклиматизации молодых особей, родившихся в текущем сезоне размножения, возраст которых определялся с точностью до 2—3 недель. Максимальная допустимая ошибка могла составить 1 месяц.

Отлов ондатры для расселения проводился по существовавшему тогда административному делению в Челябинской области в течение августа-сентября в 1938 и 1939 гг. на оз. Шух Курганского района; оз. Малый Маньяс, Шаврино, Сошничное, Палочное, Чупино Варгашинского района; оз. Бабье Лебяжьевского района и оз. Сладкое, Займище, Гаревое, Камышное, Лопушное, Ивановское, Песьяное и Плотниково Макушинского района. В период отлова поголовье зверей состояло из взрослых особей приплода прошлых лет и молодых первого-второго и частично третьего выводков. Разделение их на указанные группы необходимо было произвести способом, который не повлиял бы на состояние здоровья животных, что исключало осмотр и исследование зубной системы.

Разделение отловленных зверей на группу взрослых особей и молодых приплода текущего года не представляло затруднений: взрослые звери по величине, весу, пышности и цвету волосяного покрова безошибочно отличаются в это время года от молодых. Разделение группы молодых на особей первого, второго и третьего выводков производилось по весу и по дополнительным внешним признакам.

На материале отловов и взвешиваний молодых контрольных семей, проводившихся в 1937 и 1938 гг. на оз. Шух, был установлен средний вес молодых от 1-месячного до 4-месячного возраста. В течение сезона 1937 г. в пяти семьях проводились взвешивания 23 молодых первого выводка, возраст которых был точно установлен вскрытием хаток контрольных семей в период, когда они еще были слепыми, и затем в начале октября, когда они имели возраст 3,5—4,0 месяца. Также были взвешены 32 молодых второго выводка в пяти семьях и девять молодых третьего выводка в двух семьях.

В сезоне 1938 г. таким же способом взвешено 37 молодых первого выводка в семи семьях, 34 молодых второго выводка в пяти семьях и 11 молодых третьего выводка в трех семьях. Всего было взвешено 146 зверьков в возрасте от 1 до 4 месяцев. Было установлено, что молодые в среднем достигают к 3,5—4-месячному возрасту веса 700—750 г, в 2—3 месяца весят 450—500 г и в 1—1,5 месяца — 180—200 г. Указанные отправные данные и были положены в основу при определении возраста и мечении выпускае-

Таблица 1

Выпуск ондатры по районам Челябинской области

Район	Год выпуска	Водоем	Колхоз — владелец ондатрового хозяйства
Кунашакский	1938	Ала-Куль	„Комбайн“
„	1938	Согольяк	им. Чапаева
Белозерский	1938	Чистое	„Путь к социализму“
Звериноголовский	1938	Таловка	„Звезда“
Петуховский	1939	Одриково	„Красная звезда“
„	1939	Матюшкино	„Заря новой жизни“
Частоозерский	1939	Еланное	„Красная звезда“
„	1939	Кабанье	„Ударник“
Мокроусовский	1939	Татарское	им. Сталина
„	1939	Черное	„Путь Ильича“
Лопатинский	1939	Степное	„Красный герой“
„	1939	Рыбное	им. Буденного
Лебяжьевский	1939	Костоусово	„Комбайн“
„	1939	Дергачево	„Красный Октябрь“
„	1939	Никиткино	„Красная искра“
„	1939	Мергень	им. Фрунзе
„	1939	Арлагуль	„Победа“
Юргамышский	1939	Боровое	„Согласие“
„	1939	Медвежье	им. Луначарского
„	1939	Норильное	„Новое время“

мых зверьков. Мечение производилось обрезанием первого сустава пальцев на двух накрест лежащих лапах. Комбинируя сочетания из десяти пальцев двух лап, мы метили зверей, выпускаемых на каждый водоем в отдельности. Таким способом нами были помечены и выпущены в 1938 г. 172 зверька и в 1939 г. 1004 зверька, всего 1176 особей.

Выпуск и в последующем сбор материалов проводились в Челябинской области по существовавшему тогда административному делению в районах и водоемах, указанных в табл. 1. Помимо зверей, выпущенных на указанные водоемы, помечено и выпущено некоторое количество особей для исследования на водоемах, где проводился отлов.

При отлове в последующие годы мы получили 52 черепа особей, возраст которых нам был известен. В ноябре 1939 г. лично нами было добыто шесть меченых особей, в течение 1940 г. получено от охотников еще 37 и весной 1941 г.— девять особей. Распределение особей по возрасту указано в табл. 2.

В результате отловов мы получили серию черепов особей с точно известным возрастом, колебавшимся от 12 до 36 месяцев. В этом диапазоне, как это видно из табл. 2, имелись черепа с интервалом через 1 месяц почти без перерыва.

Набор черепов особей в возрасте до 1 года был получен нами при добыче животных приплода текущего года; возраст был известен из наблюдений и вскрытий хаток контрольных семей.

Контрольные семьи, молодые которых, имея точно известный возраст, отмечались тем же методом обрезания пальцев на лапах, отлавливались в дальнейшем в два срока — в январе и в конце марта. Таким способом были получены с оз. Шух в январе 1938 г. 29 особей и в марте — 17 особей; в январе 1939 г. с озера Шух — 14 особей,

Таблица 2

Распределение по возрастам меченых особей ондатры, отловленных в 1939—1941 гг.

Возраст ондатр в месяцах	1939 г.	1940 г.	1941 г.	Всего
	Число отловленных ондатр			
12	—	2	—	2
13	—	1	—	1
14	2	2	—	4
15	—	4	—	4
16	—	6	—	6
17	3	3	—	6
18	—	4	—	4
19	1	5	—	6
20	—	3	1	4
21	—	2	—	2
22	—	—	—	—
23	—	—	2	2
24	—	—	—	—
25	—	—	3	3
26	—	—	—	—
27	—	—	—	—
28	—	2	—	2
29	—	1	—	1
30	—	1	—	1
31	—	—	—	—
32	—	1	—	1
33	—	—	—	—
34	—	—	—	—
35	—	—	2	2
36	—	—	1	1
Всего . .	6	37	9	52

с оз. Малый Маньяс — 45 особей, в марте с оз. Шух — 14 особей и с оз. Малый Маньяс — 48 особей. Помимо черепов указанных особей, в период работы было получено еще 26 черепов ондатр, возраст которых был известен и колебался от 1 месяца до 1 года. Всего исследовано черепов зверей известного нам возраста до 1 года 207 шт.

Таким образом, при описании возрастных изменений черепа и зубной системы ондатры и разработке методики определения возраста мы имели черепа ондатр с точно известным возрастом, начиная от 1 месяца до 3 лет.

При определении возраста особей до 1 года взят 3-месячный интервал, а свыше 1 года — 6-месячный, интервалы, удобные для диагностики и достаточные для практических целей.

ПРОЦЕСС РОСТА И СНАШИВАНИЯ КОРЕННЫХ ЗУБОВ

Коренные зубы ондатры после начала питания зверя растительной пищей, что приходится в среднем на 3-недельный возраст, и до конца ее жизни бессменно служат для измельчения и перетирания корма. Естественно, что в течение этого времени зуб претерпевает большие изменения.

Первоначально зуб имеет только одну призматическую часть, растущую непосредственно из альвеолы. Основание призматической части, сидящее в альвеоле, состоит из очень тонких эмалевых стенок каждой отдельной призмочки. Дентина внутри призм, у основания их, еще нет и они заполнены пульпой. Дальше к жевательной поверхности толщина эмалевых стенок призм увеличивается, и в последней их трети появляется дентин. По мере роста зуба толщина эмалевых стенок увеличивается, дентин спускается ниже, вытесняя пульпу из призм. С ростом челюстных костей зуб также постепенно увеличивает свои размеры во всех трех измерениях, т. е. в длину, ширину и высоту. С достижением предельной высоты призматической части происходит начало закладки корней зуба. Вначале появляются небольшие кромки, загибающиеся внутрь по внешней стороне, внизу каждой призмочки. Кромки эти растут и постепенно сливаются вместе, закрывая нижние отверстия призм одной общей тонкой перемычкой с двумя неравными по величине округлыми отверстиями. Образовавшаяся костная перемычка становится все более прочной и из нее развиваются два корня, также неравной величины.

Внизу призм из слившихся кромок образуется переходная между призматической и корневой частью шейка зуба. От шейки зуба, с места наружного слияния кромок, вдоль призматической части идут углубления между призмами в виде бороздок, отграничивающих призмы одну от другой. Длина этих бороздок представляет, таким образом, высоту призм. С момента образования костной перемычки внизу призм и с началом роста шейки и корней прирост призматической части зуба заканчивается. Высота ее в дальнейшем может только уменьшаться за счет стирания при пережевывании пищи. Для всех зубов верхней и нижней челюсти момент образования костной перемычки происходит почти одновременно, с небольшими интервалами, и приходится на 2,5—3-месячный возраст животного. Исключение составляет третий коренной нижней челюсти, образование корней которого происходит позже по сравнению с первыми коренными. Это опоздание может значительно варьировать, составляя от 1 до 3—4 месяцев. Какого-либо дальнейшего роста призматической части за счет увеличения призм со стороны шейки зуба после образования перемычки и корней не происходит (рис. 1).

Произведенные нами продольные срезы зубов показывают, что высота призм и шейки зуба увеличивается только на 0,3—0,8 мм, т. е. на высоту образовавшейся внизу призм полости для помещения слоя пульпы и толщину перемычки, составляющей шейку зуба. Следовательно, имеющуюся к этому моменту высоту призматической части, которая определяется длиной бороздки между призмами, можно считать рабочей высотой зуба, которую ондатра расходует, стирая зуб при пережевывании пищи, в течение своей жизни после 3-месячного возраста. Высота и форма призматической части отдельных зубов различны. Стирание призм в течение жизни происходит неравномерно вследствие разницы в длине и ширине призм и толщине слоя эмали по высоте призматической части.

Длина и ширина коронки зуба будут постепенно увеличиваться в направлении от стерной поверхности к корневой части. С точки зрения геометрической правильности названия, было бы более верно называть эту часть зуба не призматической, а усеченно-пирамидальной. Основанием

пирамиды служит верхняя часть шейки зуба, а косо усеченной вершиной пирамид — стерная поверхность. Толщина эмалевого слоя стенок призмы



Рис. 1. Продольные срезы первого коренного зуба верхней челюсти особей ондатры 4-месячного возраста, 7—8-месячного возраста и 12-месячного возраста (слева направо)

увеличивается в этом же направлении. Таким образом, площадь стерной поверхности зуба увеличивается по направлению к шейке. Разница в длине коронки зуба у шейки и у стерной поверхности к моменту закладки корня составляет до 1,5—1,7 мм и в ширине — до 0,5—0,6 мм.

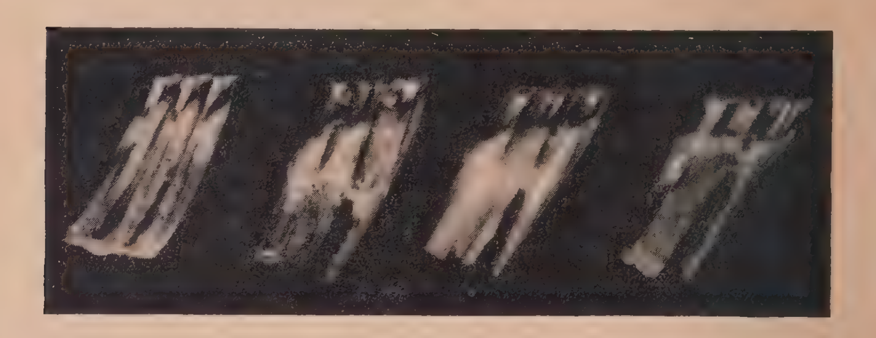


Рис. 2. Первый коренной зуб верхней челюсти разновозрастных особей ондатры: 3 месяцев, 6—7 месяцев, 12 месяцев, 30 месяцев (слева направо)

По мере стирания призматической части зуба длина корней увеличивается. Призматическая часть все дальше выдвигается вверх из альвеол до появления шейки зуба. Полость альвеол заполняется костной тканью. Рост корней не всегда точно следует за уменьшением призматической части, т. е. при одной и той же длине призм длина корней часто колеблется в пределах до 2—3 мм. С увеличением длины корней их толщина и отверстия также уменьшаются. Корни приобретают вид тонких изогнутых, конусообразных трубочек. После окончания стирания призматической части начинает стираться шейка. Альвеола полностью заполняется костной тканью. На месте ее остаются два узких отверстия, где помещается каждый корень в отдельности. В процессе стирания призматической части края призм притупляются, и по их наружной грани, начиная от стерной поверхности к шейке, появляются обнажения дентина. Полоски эмали на стерной поверхности, разграничивающие отдельные призмы, особенно по

углам призм, стираются и становятся неясными. Стерная призматическая часть, а иногда и шейка, обнажения дентина по наружным краям призм, тонкие корни, еле держащиеся в отверстиях челюстной кости,— все это свидетельствует о полной изношенности зуба (рис. 2).

ПРОЦЕСС РОСТА И ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧЕРЕПА

Изучение возрастной краниологии млекопитающих проводилось большим количеством исследователей как в специально посвященных этому вопросу работах (Виноградов, 1921; Парамонов, 1932, 1937; Серебренников, 1931; H. N. Gould a. F. B. Kreeger, 1948), так и в работах, где исследование проводилось наряду с другими вопросами, в основном морфолого-систематического порядка (Браунер, 1914; Огнев, 1948, и др.). Описание возрастных изменений черепа приводится также авторами ряда работ по определению возраста отдельных видов животных (Наумов, 1934, 1935; Кирис, 1937; Строганов, 1937; Григорьев и Попов, 1940, и др.). Естественно, что различия в задачах, стоявших перед авторами, отразились в методике исследования и в степени точности определения возрастных групп. Авторов специальных краниологических работ интересовали главным образом выяснение общих закономерностей роста черепа и характеристика различных фаз его развития. Особи разбивались обычно на четыре возрастные фазы: 1) ювенальная (juvenalis), 2) переходная (subadultes), 3) взрослая (adultes), 4) старческая (senex).

А. А. Парамонов (1937) устанавливает пять фаз, дополнительно выделяя из первой фазы начальную, детскую, фазу — infantilis. Определение границ фаз производилось на основании анализа развития черепа в целом — его величины и формы, пропорции отдельных костей, замыкания швов, развития гребней и изменений в зубах. А. А. Парамонов (1932), анализируя развитие черепа выхухоли (Desmana moschata L.), предложил в целях краткости и точности диагностики специальную черепную формулу на основании соотношений 13 промеров. В дальнейшем он же (1937), не применяя этой формулы для анализа развития черепа хорей (Putorius putorius L. и P. eversmanni Less.), употребляет 25 промеров, беря за основу общую длину черепа и дополнительно 14 промеров по длине и 10 промеров по ширине.

Морфологи-систематики, изучая краниологию различных видов животных, стремились главным образом выявить отличия в строении и пропорции черепа различных видов и развитие этих отличий в процессе возрастных изменений по фазам. Определение возрастных фаз во времени не производилось. Вследствие этого, а также из-за значительной усложненности диагностики перечисленных возрастных фаз в работах авторов, определявших возраст во времени, насколько бы точно или приближенно он ни устанавливался, признаки возрастной изменчивости черепа служили второстепенным, дополнительным критерием. В качестве основного критерия брались возрастные изменения в зубной системе.

В нашей работе, основной целью которой являлось уточненное определение возраста, краниологические дифференциально-диагностические признаки также брались только как второстепенные и подсобные, но одновременно с этим знание возраста особей, черепа́ которых мы имели, дало возможность установить некоторые общие закономерности развития черепа ондатры.

Исследование материала проводилось без дифференцирования по полу, поскольку специальной задачи уточненного изучения возрастных изменений черепов мы себе не ставили.

Мы изучали восемь промеров, имеющих некоторое возрастное, дифференциально-диагностическое значение.

А. Группа промеров по длине черепа: 1) общая, она же кондило-базальная, длина черепа от prosthion, что соответствует переднему краю резцов до заднего края кондильных бугорков — inion; 2) лицевая длина черепа от prosthion до calvarion; 3) мозговая длина черепа от calvarion до заднего края кондиллярных выступов (inion); 4) длина диастемы от заднего края альвеол резцов до переднего края альвеолы первого коренного; 5) альвеолярная длина — от переднего края альвеолы первого коренного до заднего края альвеолы третьего коренного.

Б. Группа промеров по ширине черепа: 6) скуловая ширина — наибольшее расстояние между наружными поверхностями скуловых дуг, крайние точки которых лежат обычно к концу скулового отростка os zigomaticus; 7) межглазничная ширина — ширина наиболее

узкого места интерорбитального пространства; 8) рострум — ширина межчелюстной кости по шву на границе с челюстной костью.

Точка calvarion при измерении лицевой и мозговой длины черепа бралась по А. А. Парамонову (1937), что соответствует передней границе мозговой полости (fossa cerebralis). На черепе ондатры calvarion, как правило, лежит немного впереди от точки измерения наиболее узкого места интерорбитального пространства. Определение calvarion проводилось по той же методике А. А. Парамонова — просвечиванием черепа снизу лучом фонаря.

Все измерения черепа производились обычным металлическим штангенциркулем с точностью до 0,1 мм. Результаты промеров приведены в табл. 3 и 4.

Таблица 3

Средние величины промеров черепов ондатры (в мм)

Возраст (месяцев)	Колич. измерений	Наименование промеров							
		общая длина	лицевая длина	мозговая длина	длина диастемы	альвеолярная длина	скуловая ширина	межглазничное пространство	рострум
3	46	54,1	26,0	28,1	17,7	14,2	28,5	6,2	9,6
6	25	58,3	28,2	30,1	19,3	15,5	33,2	6,1	10,2
9	14	61,0	30,6	30,4	21,2	16,7	35,1	5,8	11,0
12	10	63,1	32,5	30,6	22,7	17,1	37,2	6,1	11,5
18	12	66,2	35,4	30,8	24,3	16,9	41,6	5,9	11,8
24	5	66,8	35,9	30,9	24,8	17,0	42,2	5,8	11,7
30	5	67,7	36,8	30,9	25,4	17,2	43,4	6,0	12,1
36	3	68,0	37,0	31,0	25,6	17,1	44,2	6,4	12,0

Таблица 4

Темп роста черепа ондатры по средним величинам, полученным при промерах черепов

(В процентах к предыдущей абсолютной величине промера)

Период роста (месяцев) *	Наименование промеров							
	общая длина	лицевая длина	мозговая длина	длина диастемы	альвеолярная длина	скуловая ширина	межглазничное пространство	рострум
3—6	7,7	8,5	7,1	9,0	10,9	16,4	—1,0	6,2
6—9	4,6	8,5	0,9	10,0	7,7	5,7	—4,0	7,8
9—12	3,4	6,2	0,6	7,0	2,3	5,9	+4,0	4,5
12—18	2,5	4,8	0,3	3,5	— 0,5	5,9	—1,0	1,3
18—24	0,4	0,8	0,1	1,2	+ 0,2	0,7	—0,5	0,5
24—30	0,6	1,1	0,0	1,2	+ 0,5	1,4	+1,0	1,7
30—36	0,2	0,2	0,1	0,3	+ 0,2	0,9	+3,0	—0,5

* В целях сравнимости показателей темпов прироста трех начальных периодов — с 3-месячным интервалом с четырьмя конечными периодами — с 6-месячным интервалом цифровые данные для последних четырех периодов уменьшены вдвое, т. е. взяты также по отношению к 3-месячному интервалу.

На основании анализа приведенных в табл. 3 и 4 измерений можно сделать следующие выводы.

А. Группа промеров по длине черепа

Общая длина черепа увеличивается с возрастом до 18 месяцев. Интенсивность прироста в течение этого периода уменьшается. Разница прироста составляет между первым и вторым периодами 3,1%, вторым и третьим периодами — 1,2%, третьим и четвертым периодами — 0,9%. После 18-месячного возраста колебания незначительны; они отражают, вероятнее всего, индивидуальную изменчивость. Промер может служить дополнительным дифференциально-диагностическим возрастным признаком до 18-месячного возраста.

Подгруппа промеров лицевой части черепа. Длина лицевой части и длина диастемы увеличиваются с возрастом до 18 месяцев, длина альвеолярного ряда устанавливается в основном к 9 месяцам и полностью — к 12 месяцам. Увеличение лицевой длины происходит после 9-месячного возраста почти исключительно за счет роста os intermaxillare и передней части os maxillare, вместе с которыми увеличивается в размерах и os nasale. Колебания величины промеров лицевой длины и диастемы в остальной период незначительны и, вероятнее всего, могут относиться за счет индивидуальной изменчивости. Оба эти промера могут служить дополнительными дифференциально-диагностическими признаками до 18-месячного возраста.

Подгруппа промеров мозговой части черепа. Мозговая часть черепа почти полностью заканчивает рост в длину к 6-месячному возрасту, а в основном формируется даже к 3—3,5 месяцам. Некоторые, очень небольшие изменения в сторону увеличения происходят до 12-месячного возраста. Дифференциально-диагностическим возрастным признаком этот промер служить не может.

Б. Группа промеров по ширине черепа

Скуловая ширина увеличивается с возрастом до 18 месяцев, но наиболее резко — в период от 3 до 6 месяцев. В остальное время (до 18 месяцев) увеличение происходит почти равномерно. Индивидуальные отклонения этого промера в возрастной группе 18—36 месяцев довольно велики. Крайние варианты составляют от 38,7 до 45,0 мм. Может служить дополнительным дифференциально-диагностическим возрастным признаком до 18-месячного возраста.

Межглазничная ширина колеблется в незначительных пределах — от 5,5 до 6,6 мм. Какой-либо закономерности изменений в связи с возрастом установить не удалось. Особи с почти равной межглазничной шириной встречаются в 3, 6, 18 и 36 месяцев. Вариабильность данного промера следует отнести только за счет индивидуальной изменчивости. Формирование этого участка черепа, по нашим наблюдениям, заканчивается к 1,5—2,0 месяцам, так как черепа зверьков 3—4-недельного возраста уже имеют ширину межглазничного пространства в 4,2—5,0 мм, т. е. лишь несколько меньшую, чем обычная. Гульд и Кригер (1948) подтверждают это, устанавливая коэффициент корреляции между общей длиной черепа и шириной межглазничного пространства, равный 13, а коэффициент вариации этого промера, равный 8,93.

Рострум увеличивается до 9—12-месячного возраста, после чего отличить возрастную изменчивость от индивидуальной весьма затруднительно. Дифференциально-диагностического значения иметь не может.

ОБЩИЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОСТОЯНИЯ КОСТЕЙ ЧЕРЕПА

Как мы указывали, установление общих закономерностей роста черепа ондатры не входило в нашу задачу. Поэтому изменения состояния,

формы и пропорций костей, образующих череп, берутся нами, поскольку они имеют какое-то значение для диагностики возраста. До 3—4 месячного возраста череп имеет типичную округлую форму, носовая часть укорочена. Сагиттального гребня нет, ламбдоидальный гребень в зачаточном состоянии. Поверхностные плоскости os frontale и os parietale находятся на одном уровне. Посторбитальный отросток височной кости имеет округлую форму и направлен несколько назад. Кости черепа тонкостенны. Скуловые дуги развиты слабо. Однако уже через 2—3 месяца, к 6—7-месячному возрасту, череп ондатры приобретает почти полностью форму черепа взрослой особи.

Дальнейшие изменения происходят медленно и сводятся к следующему: кости постепенно утолщаются, становятся грубыми; скуловые дуги раздаются вширь; носовые и лобные кости вытягиваются в длину; развиваются выступы сагиттального и ламбдоидального гребней; теменная кость резким уступом поднимается над лобной костью, образуя резко выступающие острые углы — «рожки»; посторбитальный отросток os temporale обостряется и направляется вперед.

Череп в таком виде, почти без изменений, остается до глубокой старости. Увеличение гребней и шероховатости дорсальной поверхности костей хотя и происходит в дальнейшем, но мало заметно даже для опытного глаза.

МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА ОНДАТРЫ

Изучение особенностей роста и снашивания зубов по черепам особей с точно известным возрастом показало, что наиболее подходящим для целей определения возраста вследствие меньшей по сравнению с остальными зубами вариабильности начальных размеров и равномерности и однообразия изнашивания является первый коренной зуб верхней челюсти. Изнашивание его почти синхронно по времени и одинаково по характеру с изнашиванием остальных зубов. Для измерений мы брали первый коренной зуб правой стороны. Измерялась высота призматической части по длине бороздки отграничивающей пятую и третью призмы с наружной стороны от основания ее у начала шейки зуба до стерной поверхности (рис. 3). Измерения производились с точностью до 0,1 мм обычным металлическим штангенциркулем. Помимо этого признака, принятого за основной, в качестве дополнительных в таблицу определения возраста включены некоторые краниологические признаки.

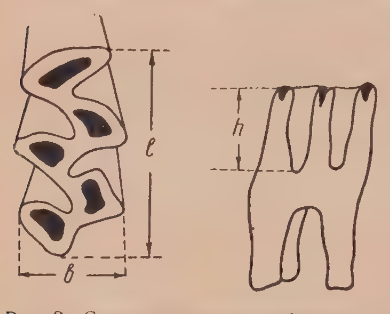


Рис. 3. Схема измерения зуба ондатры

l — длина коронки зуба, *b* — ширина коронки зуба, *h* — рабочая высота зуба

В результате изучения материала были получены следующие отправные данные, положенные в основу таблицы определения возраста.

Меньше 2,5—3 месяцев. Зуб состоит только из призматической части. Основание каждой призмы оканчивается отдельным отверстием. По наружному краю призм к концу этого периода начинает появляться кромка. Высота призм сильно варьирует, увеличиваясь с возрастом.

2,5—3 месяца. Края кромок у основания призм, глубоко сидящих в альвеоле, сливаются вместе, образуя тонкую костную перемычку, служащую основанием корней. В перемычке имеется два неравных по величине округлых отверстия. Высота призмы — в среднем 10,2 мм. Крайние отклонения от 10,5 до 10,0 мм. Величина снашивания зуба за период, предшествующий появлению корня, неизвестна.

6 месяцев. Зуб имеет два хорошо выраженных корня. Высота призмы — в среднем 8,5 мм. За период от 3 до 6 месяцев ондатра стирает

более тонкую и слабую часть призмы, формировавшуюся в начале роста зуба, вследствие этого интенсивность стирания за этот период наибольшая — 1,7 мм высоты призмы, или 16,66% всей ее рабочей высоты.

9 месяцев. Длина корней соответственно увеличивается. Оба корня мощные, хорошо развитые, отверстия в них широкие. Высота призмы — 7,1 мм. Интенсивность стирания призмы несколько уменьшается и составляет 1,4 мм за 3 месяца, или 13,72% ее рабочей высоты.

12 месяцев. Высота призмы — в среднем 6,2 мм. Корни хорошо развиты. Интенсивность стирания еще сильнее уменьшается, так как с продвижением коронки зуба вверх из альвеолы начинает стираться хорошо развитая прикорневая, бóльшая по ширине и длине часть.

За прошедшие 3 месяца ондатра снашивает 0,9 мм, или 8,82% рабочей высоты призмы.

18 месяцев. Высота призмы — в среднем 4,8 мм. Корни хорошо развиты, деградации их еще незаметно. Снашивание призмы уменьшается еще сильнее и составляет в расчете на 3-месячный период 0,7 мм, или 6,86% ее рабочей высоты (в действительности за 6 месяцев — от 12 до 18-месячного возраста — снашивается 1,4 мм — 13,72% рабочей высоты).

24 месяца. Высота призмы — в среднем 3,6 мм. Корни еще мощные, но концы становятся более тонкими, а отверстия в них уменьшаются. Шейка зуба начинает выступать из альвеолы. Острые края призм притупились. Быстрота снашивания призм становится стабильной и равна для 3 месяцев 0,6 мм, или 5,88% ее рабочей высоты (фактически за 6 месяцев снашивается 1,2 мм — 11,76%).

30 месяцев. Высота призмы равна в среднем 2,4 мм. Корни еще более деградируют. Шейка зуба явно выступила из альвеолы. Быстрота снашивания призмы одинакова с предыдущим периодом. Эмаль по краям призм стирается почти до начала шейки, обнажая сбоку дентин.

36 месяцев. Высота призмы в среднем равна 1,2 мм. Корни сильно деградируют, становятся тонкими и изогнутыми. Шейка зуба полностью выступила из альвеолы. Обнажения дентина по краям призм еще более увеличиваются. Быстрота снашивания призмы одинакова с предыдущим периодом.

Основываясь на описанных изменениях первого коренного зуба верхней челюсти и приведя в виде дополнения общие изменения костей черепа, мы составили таблицу для определения возраста ондатры (табл. 5).

Черепов особей точно известного возраста выше 36-месячного за период нашей работы мы получить не смогли. Однако из числа меченых ондатр, возраст которых при выпуске был нами определен в 1,5—2 года, 1 экз. был добыт через 2 года после выпуска. Изучение состояния его первого коренного зуба верхней челюсти дало следующую картину: призма была стерта целиком, шейка зуба также была сношена до конца, вследствие чего образовалось как бы два отдельных зуба, едва держащихся в челюсти, каждый с одним корнем. Корни тонкие, изогнутые, отверстия их почти закрыты. Петли эмали на стерной поверхности по краям призм приняли неправильную форму, стали малозаметными, так как эмалевый цилиндр, одевающий призму снаружи, сносился до основания, вследствие чего на стерной поверхности дентин слился вместе.

Изучение черепов меченых особей показало, что начиная с 18-месячного возраста снашивание зубов ондатры идет равномерно — по 1,2 мм высоты призмы за 6 месяцев. Этот темп стирания призмы остается стабильным для периодов 18—24 месяцев, 24—30 месяцев и 30—36 месяцев. К концу 36 месяцев зуб ондатры еще обладает запасом высоты призмы ровно в 1,2 мм.

Есть все основания предполагать, что эти 1,2 мм призмы будут также изношены в течение последующего полугодия жизни зверя, т. е. до 42-месячного возраста, после чего начнет расходоваться выступившая из альвеолы шейка зуба. Приведенное положение является еще гипотезой.

Таблица 5

Таблица определения возраста ондатры

№ п/п	Возраст	Основные признаки	Дополнительные признаки
1	Меньше 2,5—3,0 месяцев	Зубы состоят только из призматической части. Основание каждой призмы оканчивается отдельным отверстием. Высота призм сильно варьирует, увеличиваясь с возрастом	Кости черепа тонкостенны, мозговая коробка округлена, гребней нет
2	2,5—3,0 месяца	Края кромок у основания призм первого коренного, глубоко сидящего в альвеоле, сливаются вместе, образуя тонкую костную перемычку с двумя округлыми неравными по величине отверстиями — основаниями двух корней. Высота призмы равна в среднем 10,2 мм. Отклонения — 10,0—10,5 мм	Череп имеет еще округлую форму. Носовая часть укорочена. Ламбдоидальный гребень в зачаточном состоянии. Поверхности лобной и теменной костей находятся в одной плоскости
3	6 месяцев	Первый коренной верхней челюсти имеет два хорошо выраженных корня. Высота его призмы в среднем равна 8,5 мм. Третий коренной нижней челюсти имеет внизу призм костную перемычку с двумя отверстиями	Кости черепа массивны. Ламбдоидальный гребень хорошо развит. Две продольные возвышенные полоски лобной кости сомкнулись своей задней частью, образовав сагиттальный гребень. Поверхность теменной кости поднялась, образовав по границе с лобной уступ
4	9 месяцев	Оба корня первого коренного верхней челюсти мощные, хорошо развитые. Отверстия в них широкие. Высота призмы — в среднем 7,1 мм	Кости черепа массивны. Гребни хорошо выражены
5	1 год	Корни первого коренного верхней челюсти мощные и хорошо развитые. Высота призмы — в среднем 6,2 мм	Нет
6	1 год и 6 месяцев	Корни первого коренного еще мощные, деградации незаметно. С внутренней стороны, вдоль большего по размеру корня, имеется приросшая к нему костная пластинка, идущая от шейки зуба. Высота призмы — в среднем 4,8 мм	Нет
7	2 года	Высота призмы первого коренного — в среднем 3,6 мм. Концы корней становятся тоньше, отверстия в них уменьшаются	Нет
8	2 года 6 месяцев	Высота призмы первого коренного — в среднем 2,4 мм. Шейка зуба явно выступила из альвеолы. Эмаль по краям призм стирается почти до начала шейки, обнажая дентин	Нет

Таблица 5 (*продолжение*)

№ п/п	Возраст	Основные признаки	Дополнительные признаки
9	3 года	Высота призмы — в среднем 1,2 мм. Корни сильно деградируют, становятся тонкими и изогнутыми. Костная пластинка по краю большого корня первого коренного исчезла. Шейка полностью выступила из альвеолы. Обнажение дентина по краям призм дошло до шейки	Нет

Таким образом, продолжительностью жизни ондатры в природе можно считать 4 года — возраст, к которому у животных почти полностью снашиваются зубы.

Литература

Браунер А. А., 1914. Млекопитающие Бессарабской, Херсонской и Таврической губерний. 1. Лисица, Оттиск из Зап. Новороссийск. об-ва естествоиспыт.

Виноградов Б. С., 1921. Процесс роста и возрастной изменчивости черепа, Изв. Петроградск. обл. станции защиты раст. от вредит., III.

Григорьев Н. Д. и Попов В. А., 1940. К методике определения возраста лисицы, Тр. Об-ва естествоиспыт. при Казанск. ун-те, т. 56, вып. 34.

Кирис И. Д., 1937. Методика и техника определения возраста и анализ возрастного состава популяции белки, Бюлл. МОИП, т. 46.

Наумов Н. П., 1934. Определение возраста белки, Уч. зап. МГУ, т. 2.— 1935. Определение возраста малого суслика, Защита раст., т. 7.— 1937. О сравнительной интенсивности размножения и гибели серой полевки (Microtus arvalis Pall.) и степной пеструшки (Lagurus lagurus Pall.), Зоол. журн., т. XVI, вып. 2.— 1940. Экология курганчиковой мыши (Mus musculus hortulanus Nordm.), Тр. Ин-та эволюц. морфол. им. А. Н. Северцова, т. III, вып. 1.— 1948. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов, М.

Огнев С. И., 1913. Опыт описания фауны Московской губернии, М.—1948. Звери СССР и прилежащих стран, т. IV. Грызуны, М.

Парамонов А. А., 1932. Дифференциальный анализ возрастной изменчивости в черепе выхухоли, Тр. лабор. прикладн. зоол. АН СССР.— 1937. Материалы по возрастной краниологии млекопитающих, Сб. памяти акад. М. А. Мензбира.

Серебренников М. К., 1931. Возрастная изменчивость в процессе роста черепа белки, Ежегодн. Зоол. музея АН СССР, т. 30, вып. 3—4.

Строганов С. У., 1937. Методика определения возраста и анализ возрастного состава популяции горностая, Зоол. журн., т. XVI, вып. 1.

Gould H. N. a. Kreeger F. B., 1948. The scull of the Louisiana Muskrat (O. Z. rivalicia Bangs), J. Mammol., vol. 29, No. 2.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

СЕЗОННАЯ И ВОЗРАСТНАЯ ИНФЕКЦИОННАЯ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ МАЛОГО СУСЛИКА (CITELLUS PYGMAEUS PALL.) К ТУЛЯРЕМИИ

Н. И. МАКАРОВ, Е. П. МАКАРОВА, В. Т. БАГАЕВА

Сталинградская станция Министерства здравоохранения СССР

В южных степных районах Сталинградской области, в условиях сухого и резко континентального климата, суслики заселяют около 82% всей земельной площади. Здесь они приобрели большое промысловое значение, вызывая опасность возникновения отдельных болезней. Ежегодные заготовки шкурок сусликов, исчисляющиеся миллионами штук, привлекают для добычи этих зверьков большое количество охотников из местного населения. Массовый и достаточно тесный контакт населения с этим зверьком может быть опасным для здоровья заготавливающих шкурки людей.

К этому необходимо добавить, что поселения малых сусликов в некоторых местах вплотную примыкают к водоемам, населенным водяной крысой, играющей, как известно, важную роль в поддержании туляремийной инфекции в природе.

Наблюдениями над туляремией у малых сусликов в естественных условиях занимались многие исследователи. Так, В. И. Горохов и А. Л. Казанцева (1933—1937) считают, что малые суслики болеют как острой, так и хронической формой туляремии и что они могут быть резервуаром инфекции в природе, главным образом в степной полосе. Эти авторы придают большое значение сусликам в эпидемиологии туляремии.

В. М. Туманский и З. И. Колесникова (1934) наблюдали очень интенсивную эпизоотию туляремии среди малых сусликов. Авторами отмечены единичные заболевания людей, обусловленные, по их мнению, контактом с больными грызунами. М. П. Покровская (1940) указывает, что туляремийные эпизоотии на сусликах дают обычно значительно меньшее количество заболеваний людей, чем эпизоотии на водяных крысах и мышах.

За последнее время в литературе получил освещение вопрос о значении отдельных видов грызунов в эпизоотологии туляремийной инфекции, в том числе сусликов. По определению Н. Г. Олсуфьева и его сотрудников (1950), крапчатый суслик относится к группе восприимчивых, но мало чувствительных к туляремии животных. Под восприимчивостью авторы понимают способность зверька заражаться туляремией безотносительно к клиническому проявлению заболевания и его исходу. Инфекционной чувствительностью авторы называют реактивность животных, выражающуюся в тяжести клинического проявления заболевания и его исходе. Степень восприимчивости определяется величиной наименьшей заражающей дозы (Олсуфьев, 1951).

Т. Н. Дунаева и Л. А. Пшеничная (1953) при экспериментальном изучении восприимчивости и инфекционной чувствительности малого суслика к туляремийной инфекции получили данные, аналогичные таковым по крапчатому суслику. Следует заметить, что эти авторы проводили свои опыты в августе, не учтя того, что малый суслик является зимнеспящим животным и по-разному может реагировать на инфекцию в отдельные месяцы сезона бодрствования.

Разноречивые данные наблюдений ряда исследователей по вопросам значения малого суслика в эпидемиологии и эпизоотологии туляремии побудили нас поставить более широкие опыты. Нашей задачей было проследить за инфекционной чувствительностью к туляремии этого вида грызуна с учетом сезонных и возрастных особенностей его организма, а так-

же оценить возможное эпидемиологическое значение сусликов для населения, участвующего в промысле их, в различные месяцы их бодрствования.

Для постановки опытов сусликов вылавливали в местности, где среди них никогда не регистрировалась туляремийная эпизоотия, и выдерживали до заражения в условиях лаборатории в течение 15 дней. В опыт брали взрослых и молодых сусликов.

Для заражения сусликов был использован вирулентный штамм № 516 Bacterium tularense, выделенный в 1952 г. из клещей Dermacentor marginatus и во всех контрольных заражениях вызывавший гибель белых мышей при подкожном введении дозы, соответствующей 100, 10 и 1 микробной клетке бактерийного стандарта ЦГНКИ. Сусликов заражали подкожно, в паховую область. Для заражения применены следующие дозы: 1000, 10 000, 100 000, 1 млн., 10 млн., 100 млн. и 1 млрд. микробных клеток. Каждой дозой было заражено по шесть сусликов, как взрослых, так и молодых. Всего в опыты было взято 323 суслика, из них 210 взрослых и 113 молодых. Опыты мы проводили начиная с апреля.

Результаты экспериментальных наблюдений по сезонной и возрастной инфекционной чувствительности малого суслика к туляремийной инфекции показаны в табл. 1 и 2.

Таблица 1

Результаты подкожного заражения взрослых сусликов в разные месяцы различными дозами вирулентного штамма B. tularense

Доза заражения в микр. клетках	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август
1000	— — — — — —	+ — — — — — 9	— — — — — —	— — — — — —	— — — — — —
10 000	+ — — — — — 10	+ + — — — — 12 14	+ + — — — — 8 10	+ + + — — — 7 9 10	+ + + — — — 8 10 12
100 000	+ + + — — — 7 12 14	+ + — — — — 7 9	+ + + + — — 5 7 15 17	+ + + — — — 8 11 17	+ + + + — — 7 7 8 12
1 млн.	+ + + + + — 6 6 7 10 10	+ + + + + — 6 7 8 10 10	+ + + + — — 8 10 12 16	+ + — — — — 13 13	+ + + + + + 6 6 6 6 7 8
10 млн.	+ + + + + + 5 5 6 6 6 8	+ + + — — — 6 7 10	+ + + + + — 7 7 7 7 12	+ + + + + — 3 4 4 6 6	+ + + + + + 3 4 5 6 6 6
100 млн.	+ + + + + + 3 5 5 5 5 5	+ + + + + + 2 4 5 5 7 13	+ + + + + — 3 3 4 5 7	+ + + + + + 4 4 4 4 6 7	+ + + + + + 5 6 6 6 6 12
1 млрд.	+ + + + + + 3 3 3 3 3 5	+ + + + + + 4 4 4 4 4 5	+ + + + + + 3 4 4 4 4 5	+ + + + + + 2 3 3 3 3 4	+ + + + + + 3 3 3 4 4 4

Обозначения: «+» суслик пал от туляремии, цифра означает сроки гибели в сутках; «—» суслик остался жив.

Как видно из табл. 1, взрослые суслики оказались одинаково чувствительными к туляремии на протяжении всего периода бодрствования. Случаи гибели животных в опыте наиболее часты при заражениях начиная с 1 млн. микробных клеток. При заражении меньшими дозами большинство животных остались живы. Так, из 90 сусликов, зараженных в разные месяцы дозами в 1000, 10 000 и 100 000 микробных клеток, погибло от туляремии всего 30%, а 70% сусликов, при наличии выраженных клинических признаков болезни (инфильтрат на месте введения, пассивное поведение, частичный отказ от корма), справилось с этой инфекцией и осталось живыми. Из 120 сусликов, зараженных дозами начиная с 1 млн. микробных клеток и выше, погибло от туляремии 87,6%. При этом необходимо отметить, что при заражении меньшими дозами смерть от туляремии наступала в отдельных случаях на 17-й день, а средняя продолжительность болезни составляла 10,5 дней, тогда как при заражении

Таблица 2

Результаты подкожного заражения молодых сусликов в разные месяцы различными дозами вирулентного штамма B. tularense

Доза заражения в микр. клетках	Июнь	Июль	Август
1000	— — — — — —	+ + — — 10 17	+ — — — — 15
10 000	+ + — — — — 11 11	+ — — — 18	+ + + — — — 10 10 12
100 000	+ + + — — — 7 13 17	+ + + — 10 12 14	+ + + — — — 10 10 14
1 млн.	+ + + — — — 8 9 10	+ + + + 5 6 10 17	+ + + — — — 8 10 12
10 млн.	+ + + + — — 7 7 9 11	+ + + + 5 5 5 7	+ + + + + + 4 5 6 6 7 7
100 млн.	+ + + + + + 4 4 4 4 4 6	+ + + — 3 4 5	+ + + + + + 4 4 4 4 5 5
1 млрд.	+ + + + + + 3 3 3 3 3 6	+ + + + + 3 3 3 3 3	+ + + + + + 3 3 3 3 4 7

бо́льшими дозами большинство сусликов погибало от острой инфекции в среднем в течение 5 дней.

В случае гибели сусликов от остро протекающей инфекции патолого-анатомические изменения в их органах характеризовались гиперемией сосудов подкожной клетчатки, инфильтратом на месте введения, незначительным увеличением регионарного лимфатического узла и резким увеличением селезенки и печени. Бактериоскопия мазков из органов и крови была, как правило, положительной (4 балла), а в посевах на желточной среде отмечался рост культуры B. tularense. Патолого-анатомические изменения у сусликов, павших в более отдаленные сроки после заражения (12—17 суток), выражались в наличии отчетливо выраженного бубона в регионарном лимфатическом узле с некротическим распадом ткани, резко увеличенной селезенки со множеством некротических узелков. Бактериоскопия мазков из органов в таких случаях была отрицательной, или бактерии туляремии были обнаружены только в регионарном лимфатическом узле и редко в селезенке. Диагноз туляремии приходилось подтверждать постановкой биологической пробы на белых мышах. Указанные особенности течения туляремии у взрослых сусликов сезонных колебаний не имели.

Результаты опытов на молодых сусликах иллюстрирует табл. 2, которая показывает, что молодые суслики на 1-м году жизни, как и взрослые, примерно одинаково чувствительны к этой инфекции в разные месяцы бодрствования. Продолжительность течения туляремийной инфекции, характер патолого-анатомических изменений и летальность зависели также от дозы заражения, как и у взрослых сусликов. Данные бактериоскопии и результаты посевов из органов павших молодых сусликов каких-либо особенностей не показали.

Суслики как взрослые, так и молодые, зараженные малыми дозами (1000, 10 000, 100 000 микробных клеток) и перенесшие инфекцию, были использованы для изучения у них иммунитета и бактерионосительства.

У части переболевших сусликов (84) после первичного заражения были изучены иммунологические реакции. Было установлено, что взрослые суслики, перенесшие туляремийную инфекцию, имеют в крови агглю-

тинины в довольно значительных количествах. Так, на 30-е сутки после заражения агглютинационный титр сыворотки достигал в большинстве случаев 1 : 320, а у отдельных сусликов — 1 : 640. Однако это относится к животным, зараженным в апреле, мае, июне, июле. У взрослых сусликов, зараженных в августе, исследование крови обнаружило агглютинины в меньших количествах, титры сыворотки не превышали 1 : 80 и 1 : 160. Снижения агглютинационных титров через 45 и 60 дней после заражения нами не отмечено. У молодых сусликов этот титр доходил только до 1 : 80 и редко до 1 : 160. Колебаний продукции антител у молодых сусликов в зависимости от сезона нами не наблюдалось.

Кроме реакции агглютинации, у сусликов, перенесших туляремийную инфекцию, была поставлена аллергическая проба с обычным тулярином (100 млн. микробных клеток в 1 мл). При этом выяснилось, что обычный тулярин через 2 недели и через месяц после заражения не выявляет у сусликов аллергической перестройки организма. 18 проверенных сусликов на введение тулярина не реагировали. Применив тулярин с концентрацией 1 млрд. микробных клеток в 1 мл, мы получили следующие результаты: из 19 сусликов 12 дали хорошо выраженную аллергическую реакцию в виде инфильтрата размером в 4—5 мм, а остальные семь сусликов не реагировали на тулярин. Аллергическая реактивность у сусликов прослежена нами до 1 месяца.

Для проверки иммунитета через месяц после первичного заражения сусликам была введена безусловно смертельная доза B. tularense (1 млрд. микробных клеток). Этот опыт показал, что суслики при заражении их малыми дозами заражаются туляремией, переболевают, в результате чего у них образуется устойчивый иммунитет к повторному заражению массивными дозами. Из 32 сусликов, зараженных повторно, пал от туляремии только один молодой суслик.

Наблюдения за бактерионосительством проводились у сусликов, зараженных разными дозами, в апреле, мае, июне, июле и августе. Методика исследования на бактерионосительство была следующей: органы забитого суслика подвергались тщательному бактериоскопическому исследованию, производились посевы из органов и ставилась биологическая проба на белых мышах из регионарного лимфатического узла и селезенки. Из 21 суслика, забитого через месяц после заражения, 10 сусликов, или 47%, оказались бактерионосителями. Во всех этих случаях возбудитель туляремии был выделен только через биологическую пробу на белых мышах в первом пассаже с отрицательными результатами бактериоскопии и посева органов сусликов. При проверке бактерионосительства через 45 дней носителями оказались 57% сусликов (16 из 28), а через 60 дней B. tularense удалось выделить у 35% забитых сусликов (у шести из 17). Таким образом, наличие длительного бактерионосительства при туляремии у сусликов является несомненным.

Таблица 3

Проверка бактерионосительства через	Колич. бактерионосителей (в %) после заражения в			
	мае	июне	июле	августе
30 дней	66	57	47	20
60 дней	66	75	35	20

В разные месяцы оно выражено не одинаково. Исследовав сусликов через 30 и 60 дней после заражения, мы установили разное количество бактерионосителей (табл. 3).

Как видно из этих данных, процент бактерионосительства у сусликов, зараженных в августе, заметно снижается в сравнении с таковым у сусликов, зараженных в мае и июне.

Обсуждение результатов

Полученные в опытах данные показывают, что малые суслики, как взрослые, так и молодые, обладают сходной чувствительностью к туляремии на протяжении всего сезона бодрствования. Наши наблюдения по инфекционной чувствительности этих грызунов к туляремии закончились в августе, т. е. в то время, когда активность сусликов в неволе была обычной и они не проявляли признаков приближающегося залегания в зимнюю спячку. В природных условиях суслики к этому месяцу полностью залегают в спячку. Очевидно, продолжающаяся в это время в условиях лаборатории активность зверьков не позволила нам полностью подметить те изменения в инфекционной чувствительности к туляремии, которые могут возникнуть у сусликов непосредственно перед залеганием их в спячку.

Понижение агглютининов в крови в августе и снижение процента бактерионосительства мы склонны отнести за счет изменяющейся реактивности организма на внутренние раздражения (инфекция) в связи с подготовкой к зимней спячке. Этот вопрос нуждается в дальнейшем изучении. Пока можно заметить, что реакция агглютинации ко времени залегания сусликов в зимнюю спячку, видимо, не может быть с достоверностью использована для эпизоотологической характеристики по туляремии популяции сусликов.

Результаты наших опытов с малым сусликом несколько отличаются от данных Т. Н. Дунаевой и Л. А. Пшеничной. В наших опытах суслики как молодые, так и взрослые, закономерно погибали от доз в 100 000 микробных клеток и выше, а полная смертельная доза в подавляющем большинстве опытов равнялась 10—100 млн. микробных клеток, а не 1 млрд., как в опыте указанных авторов.

Кроме того, в наших опытах у сусликов отмечалась интенсивная бактериемия в тех случаях, когда они погибали в сроки до 5 суток, чего не отмечают в своих опытах Т. Н. Дунаева и Л. А. Пшеничная. Эти различия, вероятно, зависели от разницы в вирулентности штаммов. Т. Н. Дунаева и Л. А. Пшеничная использовали в своих опытах штамм спустя более чем 2 года после выделения (личное сообщение Т. Н. Дунаевой), тогда как мы применили в опытах более свежий штамм. Вряд ли эти различия зависели от самих сусликов, принадлежащих в обоих случаях к одному виду, но взятых из разных географических участков ареала.

Выявленное нами довольно длительное (до 2 месяцев — срок не предельный) бактерионосительство при туляремии у сусликов может иметь значение в эпидемиологии этой инфекции. Поскольку в лимфатических узлах зверьков сохраняются бактерии туляремии, суслики могут представлять опасность заражения для человека при тесном контакте, во время снимания шкурки на охотопромысле. Эпидемиологическая опасность для человека в этом случае наиболее выражена в летние месяцы, т. е. во время массовой заготовки шкурок суслика, при высоко выраженном носительстве туляремийного микроба у сусликов.

Учитывая известную устойчивость сусликов к туляремии, мы не можем отнести их к числу животных, имеющих основное значение как источники этой инфекции в природе. По нашим опытам, малые суслики при заражениях малыми дозами (1000 микробных клеток) возбудителя туляремии переболевают, приобретают иммунитет, оставаясь на некоторое время бактерионосителями. Вследствие этого мы относим их к грызунам, играющим второстепенную роль в природной очаговости туляремии, но имеющим иногда известное эпидемиологическое значение в возникновении ту-

ляремийных заболеваний среди населения. Это обстоятельство особенно важно учитывать в тех случаях, когда поселения сусликов примыкают близко к поселениям грызунов — основных носителей туляремии в природе (водяная крыса).

Исходя из изложенных данных, следует осуществлять среди охотников, занятых заготовкой шкурок малого суслика, обязательный минимум личной профилактики, и в первую очередь противотуляремийную вакцинацию.

Литература

Горохов В. И. и Казанцева А. Л., 1940. Хроническое течение туляремии у суслика Citellus pygmaeus Pall. и значение его как хранителя туляремийного вируса, Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XIX, вып. 1.

Дунаева Т. Н. и Пшеничная Л. А., 1953. Экспериментальное изучение восприимчивости и инфекционной чувствительности к туляремии малого суслика Citellus pygmaeus Pall., Вопросы краев., общ. эксперимент. паразитол. и мед. зоол., т. VIII.

Казанцева А. Л. и Горохов В. И., 1934. Туляремийная эпизоотия среди сусликов Citellus pygmaeus Pall., мышей Mus musculus L. и степных пеструшек Lagurus lagurus Pall., Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XIII, вып. III.

Олсуфьев Н. Г., 1951. Задачи в области профилактики туляремии, Тр. Сталинградск. научн. сессии АМН СССР.

Олсуфьев Н. Г., Дунаева Т. Н., Емельянова О. С., Петров В. Г., 1950. Изучение свойств B. tularense и его биологических взаимоотношений с животными-носителями и клещами-переносчиками, Вестн. АМН СССР, вып. 3.

Покровская М. П., 1940. Туляремия, Медгиз, М.

Туманский В. М. и Колесникова З. И., 1935. Эпизоотия туляремии среди сусликов Citellus pygmaeus Pall. в Джамбейтийском районе Западно-Казахстанской области весной 1934 г., Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XIV, вып. III.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

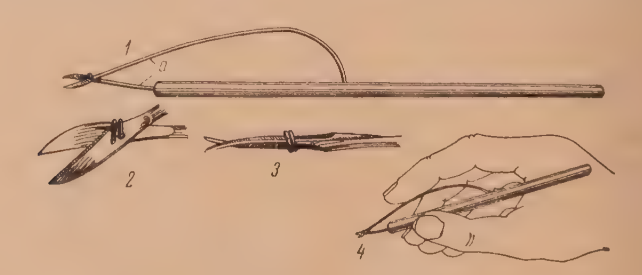
ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

МИКРОХИРУРГИЧЕСКИЕ НОЖНИЦЫ ДЛЯ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ РАБОТ С НАСЕКОМЫМИ

А. А. МАХОТИН

Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР

Выполнение микрохирургических операций и препаровки насекомых часто тормозится отсутствием тонких ножниц. Изготовляемые образцы ограничиваются очень малым количеством моделей. Кроме обыкновенных глазных и небольших маникюрных ножниц, изготовляются еще ножницы Веккера (завод «Красногвардеец»). Последние оказываются весьма удобными во многих отношениях, особенно при работах под бинокулярной лупой. Они лишены некоторых неудобств обыкновенных ножниц, заключающихся главным образом в том, что обыкновенные ножницы, будучи надеты на большой и указательный или средний палец, дрожат, руки приходится неестественно напрягать и рабочие концы ножниц трудно подвести под объектив бинокуляра или под глазок лупы. Ножницы Веккера лежат в руке подобно препаровальной игле или карандашу и, упираясь в выемку руки между большим и указательным пальцами, не колеблются, как обыкновенные ножницы. Однако положение лезвий почти под прямым углом к ручке, а также необходимость нажимать, для того чтобы сомкнуть лезвия, середину ручки при некоторых положениях вызывают неудобство и неустойчивость инструмента, и концы его, хотя и меньше, чем у обыкновенных ножниц, все же начинают дрожать. Другие микрохирургические ножницы, например ножницы-пинцет, глазные пружинные ножницы и ножницы иных систем, трудно достать.



Пружинные ножницы

1 — общий вид ножниц (*а* — пружинящие ножки), *2* — рабочие концы ножниц сбоку, *3* — они же сверху, *4* — положение ножниц в руке работающего

В 1933 г. Э. Ф. Хольст дал описание инструмента, который может попеременно служить то тончайшими ножницами, то пинцетом [1]. Несколько позже он усовершенствовал свой инструмент и опубликовал подробное описание новой модели [2].

[1] E. V. Holst, 1933. Weitere Versuche zum nervösen Mechanismus der Bewegung beim Regenwurm (Lumbricus terr. L.), Zool. Jb., 53.

[2] Он же, 1937. Ein neues Instrument für Feinoperationen, Zool. Anz., Bd. 119, Hft. 11/12.

Будучи удобным в работе, инструмент Хольста обладает одним большим недостатком — это сравнительная сложность и большое количество деталей. В итоге инструмент может быть изготовлен только в мастерской опытным механиком.

В связи с этим я опишу еще один тип микрохирургических ножниц, изготовить которые может каждый исследователь при помощи минимального количества инструментов. Эти ножницы были сконструированы мною в 1940 г. и за протекшие 15 лет получили ряд одобрительных оценок со стороны многих морфологов и экспериментаторов. В готовом виде ножницы изображены на рисунке; они представляют собой пружинные ножницы, пружиной в которых являются тонкие ножки (*а*), воткнутые в деревянную ручку. Эти ножницы удобны в работе тем, что лежат в руке сходно с препаровальной иглой, упираясь в выемку между большим и указательным пальцами (рис. *4*). Смыкание лезвий производится нажатием пружинки указательным пальцем, причем чем ближе этот палец к лезвиям, тем легче производится смыкание.

Для изготовления этих ножниц я брал стальную проволоку, примерно в 0,8—1 мм толщиной, отрезал два куска — один длиною около 40 мм, другой — около 90 мм. Концы этих отрезков, длиною примерно в 10 мм, расплющивал молотком на каком-либо гладком стальном предмете. Очень важно, чтобы и ударная плоскость молотка и наковальня были гладкими, так как иначе на поверхности лезвий будут язвины и бугорки, соответствующие неровностям наковальни и молотка. Правда, эти неровности можно удалить позже сглаживанием на точильном камне. Затем в основании сплющенной поверхности пробивается отверстие. Это делается при помощи швейной иглы или, что удобнее, патефонной иголки, которую прочно держат пинцетом — острием на лопасти ножниц, а по тупому концу постукивают молотком. Пробивать отверстия удобно на достаточно толстой цинковой или медной пластинке (на дереве лопасти ножниц сгибаются, а сталь слишком тверда). Диаметр дырочки должен быть таким, чтобы сквозь нее можно было пропустить тонкую стальную струну. Затем, тонким (бархатным) напильником половинкам ножниц придается нужная форма, и производится первая, грубая заточка (только с наружной стороны). Короткая половинка вставляется довольно глубоко в конец деревянной палочки, обе половинки ножниц связываются стальной струной, которая загибается наверх и обрезается, а длинная ножка ножниц сгибается дугой, и ее свободный край втыкается при помощи щипцов (плоско- или круглогубцев) в середину деревянной палочки. При изготовлении ножниц надо обратить внимание на следующие моменты:

1. Изгиб лезвий при расковывании должен быть легким, равномерным и направлен выгибом для каждого лезвия наружу (рис. *3*).

2. При втыкании ножек ножниц в ручку — что можно производить при помощи плоскогубцев, продвигая проволоку маленькими порциями,— следует помещать лезвия по отношению друг к другу под таким углом, чтобы при замыкании их всегда соприкасались только режущие края. Это обеспечит правильную работу ножниц: они будут резать, а не мять объект.

Недостатком предлагаемых ножниц является то, что, изготовленные кустарным способом, они трудно разбираются. Для этого надо вытаскивать ножки ножниц из ручки и менять связывающую лопасти проволоку-струну. Это их свойство, а также то, что они снабжены деревянной ручкой, затрудняют стерилизацию их при работе с живыми объектами. Применение для их изготовления нержавеющей стальной проволоки позволяет стерилизовать их, не разбирая на части. При этом, конечно, стерилизуются металлические части, деревянная же ручка, не прикасающаяся к объекту, может и не стерилизоваться.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

ТРЕТЬЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ

III Экологическая конференция имела целью подвести основные итоги развития науки в области экологии, а главное наметить пути развития научно-исследовательских работ на ближайшие годы в свете решений XIX съезда Коммунистической партии Советского Союза и Пленумов ЦК КПСС.

Конференция работала с 3 по 10 декабря 1954 г. За это время было проведено пять пленарных и 47 секционных заседаний.

На конференции было прочитано 225 докладов, из них — на пленарных заседаниях 14 докладов:

1. Задачи экологических исследований в свете решений XIX съезда Коммунистической партии Советского Союза, сентябрьского, февральско-мартовского и июньского Пленумов ЦК КПСС (акад. Е. Н. Павловский).
2. Содружество зоологов Советского Союза в разработке экологических проблем (член-корр. АН УССР, проф. А. П. Маркевич).
3. О содержании, теоретических основах и основных задачах экологии животных (член-корр. АН СССР, проф. Г. В. Никольский).
4. Направления развития советской палеоэкологии (проф. Р. Ф. Геккер).
5. О некоторых спорных вопросах экологии (д-р биол. наук К. В. Арнольди).
6. Некоторые теоретические положения экологии (проф. М. С. Гиляров).
7. Внутривидовые и межвидовые взаимоотношения компонентов паразитоценозов с организмом хозяина (акад. Е. Н. Павловский).
8. Задачи и методы экологических исследований сельскохозяйственных животных (проф. Ю. О. Раушенбах).
9. Принципы эколого-фаунистического районирования (проф. С. И. Медведев).
10. Задачи и принципы зоогеографического районирования (проф. И. Г. Пидопличко).
11. Эколого-физиологические особенности «жизненных форм» грызунов лесостепи и степей левобережья Украины и Европейской части РСФСР (проф. Н. И. Калабухов).
12. Динамика численности вида в свете учения о жизненности (д-р с.-х. наук И. Я. Поляков).
13. Акклиматизация пушных зверей в СССР (д-р биол. наук Н. П. Лавров).
14. Задачи экологии охотничьих промысловых животных в свете решений XIX съезда Коммунистической партии Советского Союза, сентябрьского, февральско-мартовского и июньского Пленумов ЦК КПСС (канд. биол. наук И. Д. Кирис).

В прениях по этим докладам выступили 37 человек.

На конференции работало пять секций: 1) экологии водных организмов, с подсекциями экологии морских организмов и экологии прудовых организмов; на секции прочитано 64 доклада; 2) экологии позвоночных животных, с подсекциями экологии грызунов, промысловых животных и

орнитологии; на секции прочитано 59 докладов; 3) экологии насекомых и других беспозвоночных, с подсекцией экологии лесных насекомых; прочитано 48 докладов; 4) паразитологии, медицинской, ветеринарной энтомологии; прочитано 34 доклада; 5) палеоэкологии; прочитано шесть докладов.

В организационной работе по созыву конференции, кроме Киевского государственного университета им. Т. Г. Шевченко, принимали участие Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Зоологический институт АН СССР, Всесоюзный институт защиты растений ВАСХНИЛ, Институт морфологии животных АН СССР, Институт зоологии АН УССР, Институт энтомологии и фитопатологии АН УССР, Украинское энтомологическое общество (республиканский филиал ВЭО), Государственный научно-исследовательский институт микробиологии и эпидемиологии Юго-Востока СССР, Всесоюзный научно-исследовательский институт сахарной свеклы. Оргкомитет конференции состоял из 29 человек. Подготовительная работа по созыву секции экологии водных организмов проведена Киевским государственным университетом совместно с Институтом гидробиологии АН УССР.

В работе конференции приняли участие 712 делегатов, прибывших из 116 городов и других населенных пунктов СССР. В числе делегатов: академиков, членов-корреспондентов АН СССР, действительных членов и членов-корреспондентов АН УССР — восемь; докторов наук — 80, кандидатов наук — 264, научных сотрудников и ассистентов — 126, аспирантов и студентов — 102, практиков сельского, лесного хозяйства, охотопромысла и рыбоводства — 72, практиков в области паразитологии, медицинской и ветеринарной энтомологии — 43. На конференции присутствовали также работники министерств сельского хозяйства, здравоохранения, рыбной промышленности, промышленности продовольственных товаров и др.— 17 человек.

Для участников конференции Оргкомитетом и коллективом сотрудников научных библиотек Киевского государственного университета, Института зоологии, Института гидробиологии и Института энтомологии и фитопатологии АН УССР была подготовлена выставка литературы «Достижения советской экологии за период с 1950 по 1954 гг.».

Большую помощь в организационной работе оказали Оргкомитету аспиранты и студенты биолого-почвенного факультета Киевского государственного университета, члены студенческого научного общества Г. И. Пиряник, Е. Г. Рогочая, В. Г. Долин, О. В. Викторов-Набоков, Н. Г. Дашкина, З. Ф. Ключко, И. А. Левченко, Л. Николенко, Л. И. Францевич, В. В. Удовенко, В. П. Шарпило и др.

РЕЗОЛЮЦИЯ

XIX съезд Коммунистической партии Советского Союза, сентябрьский, февральско-мартовский и июньский Пленумы ЦК КПСС разработали развернутую программу крутого подъема всех отраслей сельскохозяйственного производства в целях дальнейшего повышения благосостояния советского народа.

В свете практического решения поставленных партией задач: подъема урожайности всех сельскохозяйственных культур, освоения целинных и залежных земель, повышения продуктивности животноводства, разведения и увеличения добычи рыбы и промысловых животных,— перед советской биологической наукой возникли новые ответственные задачи, в частности выяснилась необходимость коренного усовершенствования и расширения экологических исследований.

Особенностью советской экологии является комплексное решение крупных задач, возникающих в условиях планового социалистического хозяйства. В СССР имеется большой опыт практического решения таких

задач с участием специалистов разного профиля и в тесном содружестве ученых с производственниками.

Заслушав и обсудив доклады на пленуме и секциях, конференция отмечает, что за время, прошедшее после созыва II Экологической конференции, т. е. за 1950—1954 гг., советские экологи достигли определенных успехов в решении вопросов, важных для медицины, защиты сельскохозяйственных и лесных культур от вредителей, рациональной эксплуатации рыбных запасов и морского зверя, охотничьего промысла, животноводства и ветеринарии. Значительно продвинулось формирование различных направлений в советской экологии, отражающих специфику разрешаемых практических задач, усилилась разработка соответствующих методов исследования.

Одним из важных достижений советской экологии является установление дифференцированного понимания значения среды для организмов в процессе их онтогенеза, а также для популяций видов и группировок видов — биоценозов. На этой основе выясняется формирующее и отбирающее значение среды, которое определяет сущность проявления закона единства организма и среды.

Исходя из имеющегося опыта экологических исследований, основным содержанием современной экологии следует считать:

1) изучение видовых приспособлений организмов, их исторической обусловленности как основы для понимания многообразия взаимосвязей организмов и среды;

2) изучение закономерностей образования и развития популяций как форм существования вида, их дифференцировки и динамики их численности;

3) изучение закономерностей формирования и развития биоценозов как выражения взаимоотношений организмов в конкретных условиях местообитания.

Таким образом, экология является вполне оформившейся наукой, специально направленной на изучение взаимосвязей организмов и среды в процессе изменения численности популяций видов и развития взаимодействующих группировок видов — биоценозов. Внимание экологов сосредоточено на изучении взаимосвязей, приспособлений и численности организмов в зависимости от условий жизни, на исследовании изменений среды под воздействием организмов в различных естественно-географических ландшафтах и в условиях направленной хозяйственной деятельности человека.

Теоретической основой советской экологии является главное положение мичуринской биологии о диалектическом единстве организма и среды.

Для дальнейшего, более плодотворного разрешения практических задач, выдвигаемых народным хозяйством, экологическая конференция считает необходимым расширение теоретических исследований, имеющих важное методологическое значение. К числу первоочередных задач в этой области относится изучение:

1) внутривидовых и межвидовых отношений животных, физиологических и морфологических особенностей животных в зависимости от экологических условий и их динамики;

2) путей и закономерностей развития приспособлений популяций и других группировок особей внутри вида к непрерывно меняющимся условиям внешней среды;

3) закономерностей изменения численности организмов и формирования морфо-физиологических свойств популяций видов под влиянием условий их развития;

4) значения внутривидовой изменчивости в связи с условиями существования;

5) закономерностей формирования и развития биоценозов (в целях

разработки мер подавления численности вредных и увеличения количества полезных видов).

Главнейшими задачами, стоящими перед советской экологией на данном этапе ее развития, являются работы, связанные: 1) с резким повышением продуктивности используемых в народном хозяйстве животных и растений; 2) с освоением целинных и залежных земель; 3) с повышением продуктивности водоемов; 4) с задачами здравоохранения, в особенности в условиях вновь осваиваемых земель; 5) с необходимостью усиления дела защиты растений от вредителей и болезней.

I. ЭКОЛОГИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

XIX съезд Коммунистической партии Советского Союза поставил перед рыбной промышленностью СССР задачу — в ближайшие годы резко увеличить вылов рыбы в океанах, открытых и внутренних морях и значительно расширить промышленное рыборазведение в водоемах страны.

Основное направление развития экологии водных организмов за последние годы свидетельствует о решительном повороте этой области знания на путь единства теории и практики.

Серьезные успехи большого теоретического и практического значения достигнуты за последние годы в области изучения экологии морских организмов. Исследована фауна рыб и беспозвоночных морей Дальнего Востока и установлены географические закономерности их размножения и развития; исследована глубоководная фауна Курило-Камчатской впадины; при помощи дрейфующих полярных станций, морских и воздушных экспедиций достигнуты успехи в области изучения жизни на глубинах Северного Ледовитого океана, научно обосновано освоение новых объектов и районов рыбного промысла в Северной Атлантике и дальневосточных морях и китобойного промысла в водах Антарктики и Тихого океана. Имеются определенные успехи в области разработки проблемы динамики численности, прогнозов запасов и возможного вылова промысловых рыб в морях СССР, прогнозов изменения режимов и фаун южных морей СССР в связи с зарегулированием стока рек, биотехники выращивания ценных проходных и полупроходных рыб, в осуществлении мероприятий по акклиматизации кефали и кормовых беспозвоночных в Каспийском море, в разработке техники лова рыбы на электросвет.

Значительные успехи достигнуты в области экологического и физиологического изучения рыб. Осуществлены важные работы по изучению размножения и развития рыб, по физиологии питания рыб и т. п. Существенные результаты большого теоретического и практического значения получены Амурской ихтиологической экспедицией.

В естественных внутренних водоемах СССР успешно акклиматизируются ценные породы рыб (рипус, сазан, сиги, осетровые и др.).

В связи с большим размахом гидростроительства проведены работы по всестороннему исследованию крупных рек — Днепра, Днестра, Дона, Волги и др., что позволило разработать прогнозы биологического и гидрохимического режима сооружаемых на них водохранилищ и дать биологические обоснования мероприятий по рыбохозяйственному освоению последних.

Комплексное гидробиологическое и ихтиологическое изучение существующих водохранилищ (Днепровского, Рыбинского, Цимлянского и др.) позволило вскрыть закономерности формирования их биологического режима, разработать мероприятия по их рыбохозяйственному освоению и приступить к опытным работам по обогащению их естественной кормовой базы.

Серьезные успехи достигнуты в области разработки путей повышения рыбопродуктивности прудов. Применяя метод комплексной интен-

сификации, колхозы и рыбхозы с 1 га площади в ряде случаев получают до 10—20 ц рыбы и больше.

Имеются успехи по акклиматизации в прудах сиговых и других рыб, перспективные результаты получены по акклиматизации белого амура, толстолобика. Успешно ведутся работы по разработке биотехники введения судака и леща в прудовую культуру, а также по повышению естественной кормовой базы прудов.

Однако, несмотря на серьезные успехи в области экологии водных организмов, ее развитие все еще отстает от требований рыбной промышленности. Дальнейшее развитие экологии водных организмов требует разрешения следующих задач.

А. По развитию промышленного рыболовства в океанах и открытых морях:

1. Изучение распределения и поведения рыб с применением новой техники и способов лова.

2. Составление сезонных промысловых карт распределения рыб и краткосрочных прогнозов в зависимости от гидрологических и гидробиологических условий, а также от численности рыб.

3. Разработка методов промысловой разведки с широким применением гидроакустических приборов, авиации, телевидения, лова на электросвет и усовершенствованных орудий лова.

4. Изучение экологических и физиологических свойств рыб с целью использования этих свойств для создания промысловых концентраций рыб.

Б. По воспроизводству промысловых рыб:

1. Дальнейшая разработка биологических основ и биотехники искусственного разведения ценных промысловых рыб.

2. Изыскание путей поддержания и повышения эффективности естественного размножения ценных пород рыб, а также увеличения их кормовой базы.

3. Разработка биологических основ нагульных кефальных хозяйств в Азово-Черноморском бассейне.

4. Дальнейшая разработка методики массового (заводского) разведения живых кормов для молоди рыб.

5. Изучение изменений в составе и распределении рыб в условиях меняющегося гидробиологического и экологического режима в связи с зарегулированием стока рек в южных морях.

6. Разработка методики определения эффективности рыбоводных мероприятий.

7. Развитие работ, касающихся вопроса о внутривидовой биологической разнокачественности.

8. Изучение экологии размножения, развития и выживания молоди основных промысловых рыб путем сочетания экспериментальных и полевых исследований с последующим количественным учетом молоди.

9. Регулярные наблюдения над изменением режима водоемов, составом и численностью промысловых стад рыб, разработка методов долгосрочных прогнозов запаса и улова рыбы.

10. Обобщение многолетних исследований продуктивности зоо- и фитопланктона водоемов, водного и биологического стока рек в целях выявления закономерностей, определяющих колебания продуктивности водоемов, а также усиление работ по изучению продуктивности кормовых организмов и степени использования их рыбами в естественных условиях.

11. Расширение и углубление исследований заболеваний рыб и разработка рациональных методов борьбы с этими заболеваниями.

В. По рыбохозяйственному освоению и повышению рыбопродуктивности озер и водохранилищ:

1. Изучение существующих водохранилищ и подлежащих зарегулированию рек с целью вскрытия закономерностей, обусловливающих

формирование планктона, бентоса и рыбного населения в новых водохранилищах и на участках рек, расположенных ниже плотины.

2. Расширение работ по увеличению кормовой базы промысловых рыб путем вселения в водоемы кормовых беспозвоночных и проведения мелиоративных мероприятий, а также развитие работ по акклиматизации промысловых беспозвоночных.

3. Изучение морфолого-физиологических и экологических особенностей кормовых беспозвоночных и ценных рыб как объектов акклиматизации в водохранилищах и озерах.

4. Дальнейшая разработка вопроса об искусственных нерестилищах для литофильных и фитофильных рыб.

5. Разработка методов предотвращения ската молоди рыб из водохранилищ.

Г. По повышению рыбопродуктивности прудов:

1. Углубление исследований по применению минеральных и органических удобрений.

2. Развертывание работ по полноценному использованию кормовых ресурсов прудов путем применения поликультуры и введения новых хозяйственно ценных видов рыб (белый амур, толстолобик, сиговые, судак, лещ и др.).

3. Расширение исследований по увеличению естественной кормовой базы прудов, в частности разработка метода зональных удобрений.

4. Усиление исследований по теоретическому обоснованию кормления рыбы искусственными кормами.

5. Дальнейшее развертывание работы по выведению новых ценных пород прудовых рыб.

6. Дальнейшее усовершенствование способов зимовки прудовых рыб.

Решение всех перечисленных проблем требует также специальной разработки теоретических проблем экологии водных организмов и теоретических основ рационального ведения рыбного хозяйства, изучения акклиматизации водных животных, усовершенствования гидробиологических и ихтиологических методов исследования.

В интересах расширения сырьевой базы рыбной промышленности и увеличения добычи рыбы III Экологическая конференция считает необходимым рекомендовать:

1. Активное внедрение в практику результатов научных исследований в отношении новых промысловых объектов и новых промысловых районов (лов дальневосточных лососей в море, охотскоморской сельди, дальневосточной скумбрии и т. д.).

2. Усиление работ промысловой разведки в открытых и внутренних морях, оснащение судов разведки современной материально-технической базой и укомплектование квалифицированными кадрами биологов и техников.

3. Осуществление в кратчайшие сроки мелиоративных мероприятий для увеличения эффективности естественного размножения полупроходных и проходных рыб как в системах рек, имеющих большое значение в их воспроизводстве, так и в водохранилищах, а также создание искусственных нерестилищ.

4. Создание в кратчайшие сроки запроектированных нерестово-выростных хозяйств, рыбоводных заводов и экспериментальных баз, в особенности в бассейнах южных и дальневосточных морей, а также на вновь создаваемых водохранилищах.

5. Пересмотр существующих правил рыболовства и разработка наиболее эффективных, биологически обоснованных мероприятий по охране естественного нереста и молоди рыб, по регулированию добычи, мероприятий по уменьшению численности сорных и некоторых хищных рыб, а также строгому осуществлению существующих законоположений по охране водоемов от загрязнения.

6. Проведение мероприятий по подавлению численности сорных рыб в водохранилищах, по формированию стад ценных местных пород и вселению новых видов рыб, а также по обогащению кормовой базы путем интродукции ценных кормовых беспозвоночных.

7. Соблюдение интересов рыбного хозяйства при регулировании водного режима водохранилищ.

8. Использование всех существующих — пригодных для выращивания рыб — колхозных прудов и применение комплекса интенсификационных мероприятий.

9. Введение в состав выращиваемых в прудах рыб таких ценных видов, как судак, лещ, стерлядь, сиги, гибриды осетровых и др.

10. Заселение в целях улучшения рыбной продукции русловых прудов, озер и других водоемов лещом и судаком.

11. Приведение в надлежащее рыбохозяйственное состояние старых прудов путем переустройства их в спускные и очистки от жесткой растительности.

Конференция считает необходимым усилить исследовательские работы в особенности на морях, подвергающихся влиянию зарегулированного стока рек, а также в открытых морях.

II. ЭКОЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

С 1950 по 1954 г. исследования в области экологии позвоночных животных развивались в направлении дальнейшего углубления изучения как отдельных видов, так и их естественных группировок в целях направленного преобразования фауны позвоночных и разработки теории экологии. За этот период в соответствии с решениями II Экологической конференции осуществлены следующие мероприятия:

1. Произведены важные исследования в области теории экологии, имеющие одновременно большое практическое значение: изучение межвидовых и внутривидовых отношений животных, экологической изменчивости видов; изучение классификации жизненных форм, динамики биоценозов под влиянием деятельности человека, в частности в связи с полезащитным лесоразведением; эколого-фаунистическое районирование и некоторые другие.

2. Продолжались исследования в области экспериментальной экологии и экологической физиологии.

3. Усилилось внимание к эколого-морфологическим исследованиям.

4. Налажено в результате разработки теоретических предпосылок ежегодное составление прогнозов численности вредных грызунов для министерств сельского хозяйства, совхозов, здравоохранения и заготовок СССР.

5. Продолжены работы по усовершенствованию мер борьбы с вредными грызунами: разработан и внедрен в практику приманочный метод борьбы с опасными видами грызунов — малым сусликом и большой песчанкой, а также некоторые другие методы.

6. Развивались исследования в области изучения экологии промысловых животных, проблемы акклиматизации и реакклиматизации, динамики численности, методики количественного учета. Наиболее детально исследован важнейший промысловый вид — ондатра, уровень наших сведений об экологии которой существенно превышает таковой в Северной Америке. Значительно усилилось внимание к вопросам изучения промысловых животных. Отдельные заповедники провели большую работу по экологии расселяемого речного бобра и экологии диких копытных.

7. Развернуты обширные и детальные исследования фауны и экологии птиц, главным образом в условиях культурного ландшафта, в том числе в новой зоне освоения целинных земель, и выяснены направления и характер изменения фауны птиц. Получены новые данные по экологии, периодическим циклам, миграциям хозяйственно важных видов птиц.

8. Успешно проведен ряд специализированных совещаний и конференций по грызунам, по орнитологии и, в частности, по привлечению птиц.

9. Опубликован ряд капитальных сводок по фауне позвоночных СССР. Изданы методические пособия.

Тем не менее, ряд решений II Экологической конференции остался невыполненным. Недостаточно еще использованы экологические исследования в животноводстве. Кроме того, дальнейшее развитие народного хозяйства и развитие экологии как науки выдвинули новые требования, на осуществление которых и должны быть направлены усилия специалистов в области экологии позвоночных животных.

К числу первоочередных задач относятся нижеследующие:

1. Развитие исследований по экологии сельскохозяйственных животных.

2. Расширение эколого-фаунистических исследований.

3. Всемерное усиление исследований по экологии вредных позвоночных и разработка эффективных мер борьбы с ними, в частности экспериментальное обоснование применения различных ядов и приманок. Надлежит обратить специальное внимание на изучение закономерностей восстановления численности грызунов на затравленных территориях. Особое внимание должно быть обращено на развитие подобных работ в новых районах освоения целинных и залежных земель. Необходима организация в различных сельскохозяйственных зонах специального изучения особенностей экологии и динамики численности вредных грызунов в связи с новыми методами обработки земли, предложенными Т. С. Мальцевым. Продолжение разработки приемов и проведения широких мероприятий по охране и привлечению полезных для сельского и лесного хозяйства птиц и зверей.

4. В целях повышения производительности охотничьего промысла следует продолжать углубленное изучение экологии отдельных видов местных и акклиматизированных промысловых зверей и птиц, разработку научно обоснованных планов реконструкции промыслово-охотничьей фауны СССР с учетом имеющегося положительного опыта и допущенных в ряде случаев серьезных ошибок.

5. Учитывая крайне неудовлетворительное положение с охраной природы и реконструкцией фауны в Советском Союзе, а также с заповедниками, прóсить президиумы Академии наук СССР и Академии наук УССР возбудить ходатайство перед Правительством СССР о создании межведомственного или надведомственного органа с целью надзора за охраной природных богатств, в особенности редких видов животных (зубра, котика, калана, сивуча и др.), и для руководства заповедным делом, а также для общего руководства и контроля за реконструкцией фауны. Признать необходимыми разработку общесоюзных законов об охоте и об охране природы в СССР, а также расширение заповедников и увеличение площади существующих при одновременном усилении в них научной работы. Считать совершенно необходимым безусловное исключение из Министерства сельского хозяйства СССР как заповедников, так и охотничьих хозяйств. Ввиду исключительной редкости зубра и большой его ценности считать необходимым регулярный обмен информацией по вопросам его разведения с другими странами, в первую очередь со странами народной демократии.

6. Дальнейшее совершенствование методики и техники полевых и лабораторных экологических исследований. Для этого необходимо широкое проведение комплексных многолетних стационарных исследований в тесном творческом содружестве с энтомологами, паразитологами, микробиологами, геоботаниками и др. и с работниками соответствующих отраслей народного хозяйства и здравоохранения. Необходимо решительное улучшение технической оснащенности экологических исследований, для чего следует просить Президиум Академии

наук СССР и Министерство высшего образования СССР организовать специальную экспериментальную лабораторию и мастерскую по конструированию и производству научного оборудования и снаряжения. Поставить перед Министерством местной промышленности СССР вопрос о производстве, при консультации специалистов, высококачественных орудий массового лова млекопитающих и птиц. Необходима также организация специальных исследований по совершенствованию методики работ, в частности способов мечения животных, количественного их учета, изучения активности, питания и пр.

7. Организационное и научное укрепление бюро кольцевания. Просить президиумы Академии наук СССР и академий союзных республик, а также Главное управление по заповедникам организовать сеть орнитологических станций и пунктов по изучению миграций птиц (особенно в бассейнах Балтийского и Белого морей и в центральной полосе Европейской части СССР).

8. Значительное усиление работ по созданию экологических сводок и методических пособий. В частности, необходимо издание определителя млекопитающих СССР, руководства по териологии, серии монографий по экологии практически важных видов позвоночных животных, сводок по фауне позвоночных отдельных частей СССР, руководства по полевым и лабораторным экспериментальным экологическим исследованиям, сборника работ по методике и технике определения возраста животных, указателя русской литературы по грызунам, подготовленного сотрудниками Института эпидемиологии и микробиологии АМН СССР. Считать необходимым издание журналов по экологии животных, орнитологии и охотничьему промыслу и возобновление издания научно-методических записок Главного управления по заповедникам.

III. ЭКОЛОГИЯ НАСЕКОМЫХ И ДРУГИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

За период, прошедший со времени II Экологической конференции, экологические исследования в энтомологии получили заметное развитие, что в большой мере обусловлено требованиями народного хозяйства. Так, проведен ряд успешных работ по выяснению кормовых связей насекомых, изучению влияния абиотических факторов на их развитие и размножение, по эколого-фаунистическому районированию, разработке вопросов фенологии, динамики численности и методам краткосрочных прогнозов, диапаузе, формированию вредной энтомофауны отдельных сельскохозяйственных районов, использованию насекомых-опылителей сельскохозяйственных культур и др.

Тем не менее темпы и размах разработки экологических вопросов продолжают оставаться далеко не достаточными.

Наиболее отстающими разделами исследований являются: изучение фауны и прогнозов развития ее в условиях различных форм хозяйственной деятельности, вопросы зоогеографии, разработка экологических основ защиты растений и общих вопросов экологии насекомых.

Конференция считает первоочередными задачами в области экологии насекомых следующие:

1. Изучение закономерностей формирования вредной и полезной фауны на вновь осваиваемых территориях в целях организации защиты сельскохозяйственных культур от вредителей в районах освоения целинных и залежных земель.

2. Изучение воздействия на энтомофауну обработки земли по методу Т. С. Мальцева и других новых агротехнических приемов в целях построения системы мероприятий по борьбе с вредителями.

3. Всестороннее сравнительно-экологическое изучение фауны в новых районах орошения и при различных системах орошения в старых районах с целью рационализации системы мероприятий по борьбе с вредителями.

4. Исчерпывающее эколого-фаунистическое изучение отдельных районов с охватом основных биоценозов исследуемых территорий, как основы для выяснения закономерностей распространения насекомых, и разработка порайонных мероприятий по борьбе с вредителями.

5. Выяснение причин колебания численности насекомых и других беспозвоночных в зависимости от условий существования. Особое внимание следует обратить на установление влияния условий среды на плодовитость, выживаемость, продолжительность жизни и прочие проявления жизнедеятельности у различных видов, для чего необходимо всемерно развивать многолетние стационарные наблюдения и экспериментально-экологические исследования, а также тщательное, всестороннее изучение ареалов и зон колебания численности в сопоставлении с гистологическими и физиологическими изменениями в состоянии организмов.

6. Разработка методов прогнозов численности вредных и полезных насекомых и сроков появления их различных стадий для организации наиболее рациональной борьбы с вредителями и использования их энтомофагов.

7. Развитие работ по изучению фенологии вредных насекомых и разработка фенограмм циклов развития главнейших вредных видов для отдельных почвенно-климатических районов, как основы для календарного планирования мероприятий.

8. Разработка методов полевых исследований, включая методы учета численности наземных и почвенных организмов и их распределения по территории при различных экологических условиях.

9. Развертывание морфолого-физиологических исследований насекомых для более глубокого изучения биологических закономерностей, лежащих в основе таких практически важных вопросов, как степень жизнеспособности и плодовитость, причины колебания численности, диапауза и др.

10. Учитывая важное значение почвенных беспозвоночных как фактора почвообразования и плодородия почвы, а также тесную связь с почвой большинства насекомых, вредных и полезных для культурных растений, расширить работы по почвенной экологии. Поставить перед президиумами Академии наук СССР и академий союзных республик вопрос об организации почвенно-зоологических лабораторий.

11. Учитывая большое значение в сельскохозяйственном производстве домашних пчел, а также многих видов диких насекомых-опылителей и малую их изученность, конференция обращает внимание советских экологов на необходимость широкого развертывания исследований в этой области и разработку мероприятий, обеспечивающих значительное повышение медосборов и улучшение опыления цветов всего комплекса медоносных культур. Примером может служить «цветочный конвейер», разрабатываемый биологами Горьковского университета.

12. Для коренного улучшения работы службы сигнализации и прогнозов вредителей сельскохозяйственных культур конференция считает необходимым скорейшее осуществление мероприятий, разработанных по этому вопросу на VII Всесоюзном планово-методическом совещании по защите растений, состоявшемся 16—23 ноября 1954 г. в Ленинграде, в части организации единой межведомственной службы и методического руководства ее деятельностью, и поддерживает решение указанного совещания.

13. Для оказания помощи сельскохозяйственному производству в вопросах организации и планирования мероприятий по борьбе с вредителями необходимо составление и издание: а) карт районирования СССР в отношении распространения вредных и полезных насекомых; б) фенологических календарей по вредным и полезным насекомым для отдельных районов СССР, для чего, в частности, просить Министерство высшего образования и ректора Московского государственного университета

разрешить вопрос об организации лаборатории фенологии насекомых при кафедре энтомологии МГУ; в) инструкций по новым методам прогнозов по хлопковой совке, тлям, яблонной плодожорке, земляным блошкам и др.; г) списков вредных и полезных насекомых, справочников по борьбе с вредителями для отдельных районов СССР и монографий по отдельным видам вредителей; д) методических указаний и инструкций по наблюдениям и сбору насекомых для пунктов сигнализации и прогнозов, для агрономов МТС и др.

Лесные виды насекомых

Конференция отмечает значительные работы, выполненные советскими лесными энтомологами в области изучения состава фауны и экологии вредных и полезных организмов, районирования распространения лесных насекомых, разработки биологических и химических методов борьбы, а также лесохозяйственных мероприятий, направленных на повышение устойчивости и оздоровление лесных насаждений. В то же время остается нерешенным ряд важных вопросов. Конференция считает необходимым:

1. Проведение работ по выяснению экологических особенностей и причин образования очагов соснового подкорного клопа, древесницы въедливой, побеговьюна и других массовых вредителей, а также тлей и других сосущих насекомых в условиях полезащитных полос.

2. Переход к семенному возобновлению дуба в целях повышения устойчивости лесов в связи с широким распространением дубового усача и других вредителей в порослевых лесах Крыма.

3. Расширение дальнейшего изучения и разработку объективных методов определения устойчивости деревьев к вторичным вредителям в очагах их размножения.

4. Обратить внимание Главного управления лесного хозяйства Министерства сельского хозяйства СССР на то, что существующий порядок проведения санитарных рубок способствует размножению стволовых вредителей и поэтому требует соответствующей переработки и изменения.

5. Обратить внимание министерств коммунального хозяйства СССР и УССР на необходимость коренного улучшения дела защиты городов, рабочих поселков и других населенных пунктов от вредителей древесных насаждений.

6. Составление и опубликование региональных сводок материалов о вредителях лесов Крыма, Грузии, западных областей Украины, Алтая и других районов СССР, а также монографий о вредителях отдельных древесных пород и об отдельных наиболее опасных видах вредителей.

7. Составление инструкций по методам объективной диагностики устойчивости древесных пород к вторичным вредителям и по биологическому методу борьбы с вредителями леса.

IV. ИЗУЧЕНИЕ И ПРИМЕНЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО МЕТОДА БОРЬБЫ С ВРЕДИТЕЛЯМИ

Конференция отмечает, что применение биологического метода борьбы с вредителями в ряде случаев дало положительные результаты. Вместе с тем имеет место недооценка биометода и роли биотических факторов в динамике численности вредителей, что обусловлено главным образом слабой разработанностью проблемы в целом. Мероприятия по защите растений, применяемые в настоящее время, проводятся часто без учета их влияния на деятельность полезных энтомофагов. В частности, использование препаратов ДДТ, оказывающих губительное действие на энтомофагов, приводит к резкому увеличению численности вредных паутинных клещиков в садах, на хлопчатнике и т. д. Аналогичное значе-

ние имеют некоторые агротехнические приемы. В то же время правильное сочетание агротехнических и химических мероприятий с использованием энтомофагов значительно повышает эффективность защиты растений.

Учитывая профилактический характер, дешевизну и перспективность биологического метода борьбы с вредителями, конференция считает необходимым:

1. Выяснение состава, экологии, эффективности и возможности использования энтомофагов для биологической борьбы с вредителями.

2. Продолжение разработки способов использования местных энтомофагов и приемов повышения эффективности их путем селекции.

3. Разработку важных для теории биометода вопросов (специфичность, синхронизация сроков развития, дополнительное питание, зимовки, влияние состояния хозяина на развитие паразита, внутривидовая дифференциация и пр.).

4. Обоснование приемов использования местных видов энтомофагов в сочетании с химическими и агротехническими методами борьбы с вредителями, изучение сезонной колонизации и внутриареального переселения энтомофагов, ввоза и акклиматизации испытанных иноземных энтомофагов. Конференция считает необходимым просить Центральную карантинную лабораторию Министерства сельского хозяйства СССР, Всесоюзный институт защиты растений, Зоологический институт Академии наук СССР организовать планомерный ввоз в СССР из Китая и других стран полезных энтомофагов, направляя на места соответствующие экспедиции для их предварительного изучения.

5. Проведение производственными лабораториями биометода испытаний новых энтомофагов по рекомендации научных учреждений.

6. Учет при всех испытаниях инсектицидов их влияния не только на вредителей, но и на энтомофагов как непосредственно после отработок, так и в последующий период.

7. Усиление лаборатории биометода Всесоюзного института защиты растений и ее опорных пунктов.

8. Усиление исследований по изучению патогенных микроорганизмов и грибов и развитие микробиологического метода борьбы с вредителями во Всесоюзном институте защиты растений и Институте энтомологии и фитопатологии АН УССР.

V. БОРЬБА СО СВЕКЛОВИЧНЫМ ДОЛГОНОСИКОМ И ДРУГИМИ ВРЕДИТЕЛЯМИ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Конференция отмечает, что защита растений, в том числе и важнейшей технической культуры — сахарной свеклы, от вредителей в производственном и научном отношении находится на уровне, который не соответствует решениям Партии и Правительства. Для разрешения поставленной XIX съездом КПСС и июньским Пленумом ЦК КПСС задачи всестороннего повышения урожая сельскохозяйственных культур, в том числе сахарной свеклы, конференция считает необходимым осуществление следующих организационных мероприятий для коренного улучшения борьбы с вредителями свеклы, и в первую очередь свекловичным долгоносиком: а) усиление вооруженности свеклосеющих колхозов, МТС и совхозов средствами борьбы; б) обучение колхозных агрономических кадров делу защиты растений и обеспечение производства квалифицированными кадрами энтомологов; в) изыскание новых препаратов типа ядоудобрений для борьбы с долгоносиком и другими почвообитающими вредителями; г) изыскание путей использования естественных врагов свекловичного долгоносика и других вредителей; д) проверку всех приемов новой высокой агротехники возделывания сахарной свеклы с целью сокращения критического периода роста всходов в отношении поврежде-

ний вредителями; е) разработку вопросов применения электричества для борьбы с жуком; ж) значительное расширение работы по изучению свекловичного долгоносика и способов борьбы с ним во Всесоюзном научно-исследовательском институте сахарной свеклы, Академии наук УССР и других учреждениях.

Для обсуждения мероприятий по борьбе с долгоносиком и другими важнейшими вредителями сахарной свеклы, запланированных на 1955 г., и задач дальнейшей исследовательской работы необходим созыв совещания с участием производственных и научных работников, а также пленум секции защиты растений ВАСХНИЛ в Киеве.

VI. ПОДГОТОВКА ЭНТОМОЛОГИЧЕСКИХ КАДРОВ

Конференция отмечает неблагоприятное положение с обеспечением энтомологическими кадрами сельскохозяйственного производства и научных учреждений и считает необходимым:

1. Просить Министерство высшего образования СССР установить специализацию по сельскохозяйственной энтомологии в университетах и укрепить существующие кафедры энтомологии; восстановить в Киевском государственном университете кафедру энтомологии; открыть в Украинской сельскохозяйственной академии факультет защиты растений.

2. Увеличить курс энтомологии с включением сравнительной анатомии и физиологии насекомых в университетах и расширить курсы защиты растений в сельскохозяйственных вузах.

3. С целью повышения квалификации агрономов-энтомологов МТС, работников сети службы сигнализации и прогнозов и других специалистов по защите растений организовать постоянно действующие курсы при факультетах защиты растений в сельскохозяйственных институтах и при Украинской сельскохозяйственной академии.

VII. ПАРАЗИТОЛОГИЯ, МЕДИЦИНСКАЯ И ВЕТЕРИНАРНАЯ ЭНТОМОЛОГИЯ

1. В работе III Экологической конференции положительным фактом является организация секции паразитологии, которая привлекла внимание большого числа специалистов, принявших активное участие в ее работе. Работа секции является ярким показателем необходимости и неотложности всестороннего и более интенсивного изучения и разрешения паразитологических проблем для охраны здоровья населения, повышения продуктивности животноводства, рыбоводства, защиты сельскохозяйственных культур и лесонасаждений.

2. Научные достижения в области медицинской, ветеринарной паразитологии и фитогельминтологии, а также вирусологии при использовании в практической работе опыта успешной ликвидации ришты, снижения и ликвидации в ряде районов малярии, лихорадки паппатачи в Крыму, чумы плотоядных и других заболеваний дают основание для проведения широких девастационных мероприятий на территории Советского Союза в отношении ряда паразитов человека, животных и растений. Однако недооценка важности решения этих проблем и отсутствие должной перестройки — в соответствии с решениями XIX съезда КПСС — в работе Министерств высшего образования, здравоохранения, сельского хозяйства, рыбной промышленности, лесного хозяйства, совхозов, заготовок и др., а также недостаток квалифицированных кадров для борьбы с паразитарными заболеваниями, отсутствие должной перестройки программ в соответствующих вузах являются причиной недостаточной подготовки практических работников на местах — медицинских и ветеринарных врачей, агрономов, энтомологов и других специалистов — для решения задач осуществления девастации возбудителей — паразитов

сельскохозяйственных и промысловых животных, а также культурных растений.

3. Отсутствие кафедр медицинской паразитологии и энтомологии в медицинских вузах и аналогичных курсов в медицинских школах является убедительным показателем недооценки Министерством здравоохранения СССР актуальности вопросов, связанных с необходимостью усиления борьбы с инвазиями.

4. Недостаточное число лабораторий медицинской паразитологии и энтомологии в научно-исследовательских медицинских институтах и неудовлетворительное укомплектование их специалистами различных профилей — врачами, биологами и энтомологами — затрудняют комплексную разработку паразитологических проблем. Отсутствуют отделы арахнологии и энтомологии также в ветеринарных научно-исследовательских институтах, лабораториях и на ветеринарно-опытных станциях. Крайне недостаточно ведутся исследования в области изучения эпизоотических болезней диких промысловых животных.

5. Органами местной власти и органами коммунального хозяйства, сельского хозяйства, совхозами и колхозами не выполняются в должной мере постановления Правительства об очистке населенных мест и компостировании органических бытовых и животноводческих отходов для использования их в обезвреженном состоянии в качестве удобрений в огородном, плодоягодном и парниковом хозяйствах. Невыполнение этих постановлений затрудняет практическое разрешение задач по предупреждению и ликвидации глистных инвазий человека и сельскохозяйственных животных, а также по ликвидации мух в городах, рабочих поселках и населенных пунктах.

6. Органы санитарного и ветеринарного надзора в далеко не достаточной мере требуют от органов коммунального обслуживания, сельского хозяйства, заготовок, торговли, а также от промышленных предприятий выполнения установок санитарного и ветеринарного законодательства, улучшения санитарного состояния населенных мест, повышения качества выпускаемых в продажу мясных и других продовольственных продуктов, сельскохозяйственного сырья для промышленности, что совершенно необходимо для предупреждения многих паразитозов.

7. Органами народного просвещения, здравоохранения, сельского, лесного и рыбного хозяйства, заготовок проводится совершенно недостаточная работа по санитарной пропаганде и ознакомлению населения с паразитозами человека, животных и растений. Широкие массы населения недостаточно привлекаются к сознательному участию в проведении мероприятий по борьбе с паразитами; также совершенно недостаточно выпускается издательствами научно-популярная литература по указанным вопросам. Министерство культуры СССР за последние годы не выпускало на экраны кинофильмов на темы борьбы с паразитозами человека, сельскохозяйственных и промысловых животных и растений.

8. Вышеизложенные обстоятельства привели к тому, что ряд поставленных II Экологической конференцией задач остался неразрешенным. К числу их относятся: а) усиление комплексных работ в области паразитологии, направленных на ликвидацию опасных паразитов, вызывающих массовые заболевания человека, домашних и промысловых животных, б) разработка комплексных методов борьбы с инвазионными болезнями человека и животных, в) осуществление мероприятий, направленных на полную ликвидацию до конца пятилетки (1955 г.) финнозов и эхинококкозов сельскохозяйственных животных и тениидозов человека.

Конференция считает необходимым поставить на разрешение следующие задачи:

1. Разработку основ для создания комплексной системы мероприятий по борьбе с паразитозами человека, промысловых, сельскохозяйственных животных и растений с участием паразитологов, зоологов, работников

медицины, ветеринарии и сельского хозяйства (применительно к определенным естественноисторическим и хозяйственным условиям всех республик Советского Союза).

2. Широкое использование и внедрение в практику имеющихся научных достижений в области паразитологии для осуществления девастации вредных животных, в первую очередь возбудителей тениидозов человека, финнозов, эхинококкозов и ценурозов сельскохозяйственных животных, описторхоза и других заболеваний.

3. Усиление изучения закономерностей эпидемических и эпизоотических процессов; разработка путей и методов ликвидации природных очагов трансмиссивных заболеваний человека и животных, в первую очередь клещевого энцефалита, клещевого спирохетоза и риккетсиозов, а также описторхоза, дифиллоботриоза, стронгилятозов, аскаридозов и др.

4. В области ихтиопаразитологии считать желательным изучение влияния возбудителей на организм рыб, их численность и запасы. В основу борьбы с заболеваниями поставить изучение экологии возбудителей массовых заболеваний прудовых и промысловых рыб. Усилить изучение паразитофауны водных беспозвоночных, как распространителей гельминтозов человека, домашних и промысловых животных и птиц, прудовых и промысловых рыб. В целях организации наиболее успешной борьбы с заболеваниями рыб в прудовых, нерестово-выростных и нагульных хозяйствах, на рыбоводных заводах и при акклиматизации рыб и кормовых беспозвоночных считать целесообразным организацию в системе Министерства рыбной промышленности СССР ихтиопаразитологической службы.

5. Организация службы фенологии переносчиков возбудителей опасных заболеваний для правильного планирования сроков мероприятий по борьбе с этими заболеваниями в разных районах СССР.

6. Изучение паразитологической роли всего комплекса норовых обитателей, в особенности гамазовых клещей, а также компонентов гнуса.

7. Обеспечение своевременного проведения комплексных эколого-паразитологических исследований в районах освоения целинных земель, в районах строительства гидросооружений для предотвращения вспышек паразитарных и трансмиссивных заболеваний.

8. Организация службы охраны территорий, где были проведены оздоровительные мероприятия против тех или иных паразитозов, для предотвращения нового возникновения этих же заболеваний. Создание условий, благоприятных для полезных и неблагоприятных для вредных животных.

9. Ликвидация отставания в проведении научно-исследовательской работы и в подготовке кадров в области фитогельминтологии, протозоологии, энтомогельминтологии, медицинской и ветеринарной арахнологии и энтомологии.

10. Расширение научной работы по изучению инвазионных болезней охотничье-промысловых животных и изысканию мер борьбы с этими болезнями. В связи с этим рекомендовать Министерству заготовок СССР расширить объем работы по изучению болезней промысловых животных во Всесоюзном научно-исследовательском институте охотничьего промысла.

11. Продолжение работы по изучению зимней фенологии комаров и влияния последствий уничтожения плавневых лесов, а также затопления и подтопления местности при строительстве гидросооружений на численность двукрылых кровососов; по тотальной обработке кожных покровов сельскохозяйственных животных контактными ядами в сезон нападения кровососов; по изучению экологии синантропных мух в разных зонах для построения рациональных мероприятий по борьбе с ними; по изолированному выращиванию молодняка сельскохозяйственных животных; по изучению экологии чесоточных и демодексовых клещей и других эктопаразитов сельскохозяйственных и промысловых животных и эпизоотологии вызываемых ими заболеваний.

12. Усиление исследований по изучению взаимоотношений между паразитами в организме хозяина, а также паразитами и хозяином.

13. Организация специальных кафедр паразитологии в медицинских вузах, чтения курса паразитологии в средних медицинских школах, а также усиление подготовки кадров по паразитологии, особенно по ветеринарной арахнологии и энтомологии в ветеринарных вузах и техникумах. Заново организовать преподавание курса агрономической гельминтологии в сельскохозяйственных и лесных вузах и школах.

14. Организация научно-исследовательских фитогельминтологических лабораторий при гельминтологической лаборатории АН СССР, при Зоологическом институте АН СССР, при Всесоюзном институте гельминтологии им. акад. К. И. Скрябина, а также организация отделов и лабораторий по изучению вопросов арахнологии и энтомологии в ветеринарных научно-исследовательских учреждениях Союза ССР.

15. Создание специального печатного органа по вопросам ветеринарной паразитологии, а также учебника по ветеринарной паразитологии для ветеринарных вузов.

16. Внедрение в практику эколого-паразитологических работ новых методов исследований, основанных на использовании достижений современной физики и техники (методы меченых атомов, ультразвуковой люминесценции, автографии и др.).

VIII. ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ

1. На III Экологической конференции показаны большие успехи осуществляемых в СССР палеоэкологических исследований, имеющих огромное значение для познания геологической истории и путей развития органического мира. Как Палеонтологическому институту АН СССР, так и союзным академиям, кафедрам университетов и других вузов необходимо рекомендовать постановку комплексных палеоэкологолитологических исследований районов, изучение которых важно в теоретическом и практическом отношении. При проведении таких исследований желательно укрепление содружества с работниками смежных специальностей, занимающихся вопросами развития среды (геологами, океанологами, палеогеографами, палеолимнологами и др.).

2. Палеонтологическому институту АН СССР и союзным академиям, а также кафедрам университетов следует усилить выпуск методических руководств по проведению палеоэкологических исследований. При составлении этих пособий необходимо учитывать работы, проводимые в закрытых районах.

3. Помимо участия в общебиологических конференциях, весьма желательна организация всесоюзного палеоэкологического совещания, созыв которого ориентировочно намечается на 1956 год.

4. Необходимо установление тесного контакта между палеоэкологами и неоэкологами; большое значение для этого имеет их совместное участие в экологических конференциях. Следует обратить внимание неоэкологов на необходимость в своих исследованиях учитывать требования палеоэкологии, для чего важны: а) постановка работ по экологии тех групп современных организмов, которые широко сохраняются в ископаемом состоянии или близко родственны вымершим и поэтому для палеонтологов особенно важны; б) составление сводок по экологии ныне живущих организмов; в) постановка исследований по выяснению приспособительного значения особенностей скелета и отпечатков мягкого тела на наружном скелете (раковинах), особенно морских организмов; г) усиление работ гидробиологов, освещающих вопросы изменчивости беспозвоночных и характер этих изменений при изменении условий жизни; д) выработка единой экологической терминологии с учетом специфики палеоэкологии и ее методов.

IX. ОРГАНИЗАЦИОННЫЕ МЕРОПРИЯТИЯ

Для наиболее успешного выполнения многочисленных задач, стоящих перед советской экологией, III Экологическая конференция считает необходимым проведение следующих организационных мероприятий:

1. Просить ЦК КПСС и Совет Министров СССР обратить внимание на необходимость коренного улучшения дела борьбы с вредителями и болезнями сельскохозяйственных растений и лесонасаждений. Поддержать проект новой системы организации службы защиты растений, разработанный VII Всесоюзным планово-методическим совещанием в Ленинграде.

2. Обратить внимание Министерства высшего образования СССР на необходимость более широкого использования университетов для подготовки необходимых производству кадров энтомологов, паразитологов, гидробиологов, ихтиологов и зоологов других специальностей экологического направления, для чего организовать в университетах соответствующие специализации и кафедры, а также восстановить закрытые ранее кафедры энтомологии, ихтиологии и др. Использовать университеты и крупные сельскохозяйственные и лесные вузы для постоянной переподготовки кадров зоологов и энтомологов призводственных и учебных учреждений.

3. Создать постоянно действующий экологический комитет с местонахождением в г. Киеве.

4. Созвать в 1957 г. IV Экологическую конференцию; желателен также созыв специализированных совещаний и конференций по отдельным разделам экологии (промысловая фауна и ее реконструкция, охрана природы, орнитология, вредные грызуны и пр.), с обеспечением на подобных совещаниях творческого контакта научных и практических работников.

5. Издать труды III Экологической конференции.

6. Издавать сборники по экологии животных.

7. Выпускать, параллельно с реферативным журналом «Биология», отдельные серии по зоологии, экологии, паразитологии и т. д.

8. Составлять и издавать монографические сводки по отдельным крупным направлениям экологии (энтомология, ихтиология и т. д.).

9. Восстановить научно-производственный журнал по защите растений.

10. Составлять и издавать учебники и методические руководства по экологии и методике экологических исследований.

11. Создавать кинофильмы по экологии животных.

Участники III Экологической конференции отмечают инициативу и большую работу, выполненную по созыву экологических конференций учеными Украинской Советской Социалистической Республики, в частности Киевского государственного университета им. Т. Г. Шевченко и Академии наук УССР, а также благодарят Оргкомитет за превосходную организацию этих конференций.

III Экологическая конференция призывает советских экологов к смелому решению крупнейших задач, выдвинутых Партией и Правительством, и выражает уверенность в том, что работники науки и производства в тесном творческом содружестве успешно выполнят эти задачи.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

ОСЕННЯЯ ЖИГАЛКА (STOMOXYS CALCITRANS L.) В СИБИРИ

И. Ф. ЖОВТЫЙ

Иркутский государственный научно-исследовательский институт Сибири и Дальнего Востока

Осенняя жигалка — всемирно распространенный вид. На территории Советского Союза она известна почти всюду, за исключением Сибири, где, по данным Л. С. Зимина (1950, 1951), не была найдена. Собирая в течение ряда лет материалы по синантропным мухам Сибири, мы еще в 1946 и 1947 гг. обнаружили ее в Барабинской низменности (г. Куйбышев и Барабинск Новосибирской области). Однако систематические наблюдения мы начали только осенью 1950 г. и продолжали в течение всего теплого периода 1951 г. Результаты этих наблюдений приводятся ниже.

Сбор материала велся в г. Новосибирске предложенным нами методом количественного учета мух, собранных посредством сачка со снимающимся дном (Жовтый, 1948, 1950). Всего проведено 43 сбора, в результате которых получено 372 жигалки — 192 самки и 180 самцов.

При поисках мест обитания осенней жигалки мы исходили из особенностей биологии и экологии этого насекомого, установленных еще И. А. Порчинским (1910). Для наблюдения над жигалкой нами систематически обследовались в городе места скопления лошадей, крупного рогатого скота, свиней, а также окружающая эти места территория. Общее представление о собранном материале и распределении мух по местам их обитания дает табл. 1.

Приведенный материал полностью подтверждает наблюдения И. А. Порчинского о том, что «везде, где имеются лошади, встречается и жигалка и даже, можно сказать, в количестве прямо пропорциональном числу лошадей». Основным местом обитания осенней жигалки, где мы ее постоянно добывали, был городской ипподром. Осенью 1950 г., во время областной выставки лошадей, численность жигалок на ипподроме сильно увеличилась.

На ипподроме жигалка вылавливалась в конюшнях — на стенах и лошадях, на наружной поверхности стен, на лошадях у коновязей, внутри и вокруг других помещений — таких, как коровник, уборная и пр. С ипподрома она расселялась по всей прилегающей территории. В сентябре залетала в жилые дома, помещения предприятий и учреждений, где нападала на людей.

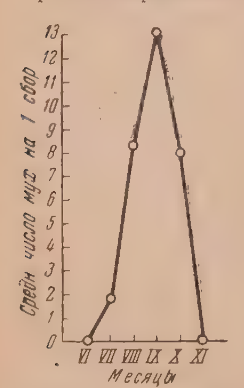
В одной из наблюдаемых нами усадеб в течение почти всего периода активности жигалки отлавливались во дворе на цветах, и одна муха была поймана на бочке из-под мороженого. Это наблюдение очень интересно. По данным А. И. Порчинского, жигалка иногда питается сладким соком цветов. О. С. Кузина (1950) у 0,2% вскрытых жигалок нашла зоб, наполненный прозрачной жидкостью. По данным этих же авторов, в неволе осенняя жигалка охотно пьет сахарный сироп. Тот факт, что около 4%

Распределение Stomoxys calcitrans L. по местам обитания (1951 г.)

Места обитания	Месяц сбора							
	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	Всего
	Число собранных экземпляров							
Ипподром: конюшня	—	—	5	63	19	15	—	102
Ипподром: уборная	—	—	—	88	35	—	—	123
Ипподром: коровник	—	—	—	—	45	—	—	45
Мясокомбинат	—	—	—	30	—	—	—	30
Свинарник	—	—	—	30	—	—	—	30
Усадьба: во дворе на цветах	—	—	4	5	9	—	—	18
Усадьба: жилое помещение	—	—	—	—	7	—	—	7
Чайная — на бочке из-под мороженого	—	—	1	—	—	—	—	1
Институт — лаборатории	—	—	—	—	16	—	—	16
Итого:	—	—	10	216	131	15	—	372
Из них: самок	—	—	4	104	76	8	—	192
Из них: самцов	—	—	6	112	55	7	—	180
Проведено наблюдений	6	6	6	26	10	2	2	—
Среднее на 1 сбор	0	0	1,7	8,3	13,1	7,5	0	—

жигалок мы встретили на цветах, на значительном расстоянии от ипподрома, видимо, дает основание полагать, что двойственное питание этого насекомого — не такое уж редкое явление. Примечательно, что в 1951 г. первые жигалки — два самца — были выловлены именно на цветах.

Кроме ипподрома, жигалка обнаружена на мясокомбинате и в свинарнике городского молокозавода. Отлавливалась она там в помещениях для животных, на стенах и на самих животных, на наружных стенах этих и других помещений окружающей территории. Отсюда, как и с ипподрома, жигалка расселялась в прилежащие усадьбы.



Сезонное изменение численности Stomoxys calcitrans L. в г. Новосибирске в 1951 г.

Постоянными местами обитания осенней жигалки являются помещения для животных в индивидуальных усадьбах. В 1947 г. в г. Куйбышеве Новосибирской области в течение всего сезона мы отлавливали единичные экземпляры этой мухи в индивидуальном коровнике. Там же незначительные количества представителей этого вида приходилось наблюдать в стаде коров на пастбище. Среди мух, снятых с животных на коровьем пастбище, на одном из островов р. Ангары в Братском районе Иркутской области (июнь 1953 г., паразитолог Л. В. Федорова), мы также нашли 20 экз. осенней жигалки.

Первые жигалки в г. Новосибирске в 1951 г. были отловлены 20 июля. В 1946 г. в Барабе первые жигалки отмечены в третьей декаде июня. Последние сборы этих насекомых зарегистрированы в третьей декаде октября.

Таким образом, период паразитирования осенней жигалки в Сибири ограничивается 4—5 месяцами, в зависимости от погодных условий.

Представление о сезонном ходе численности этого насекомого в 1951 г. дает рисунок, на котором представлено изменение по месяцам среднего числа мух на один улов (30 взмахов сачка). Характер кривой, несмотря на ограниченность нашего материала, напоминает данные О. С. Кузиной, полученные под Москвой в 1947 г. Максимум численности жигалок в Сибири наблюдается на месяц раньше, чем в Подмосковье. Это объясняется особенностями местного климата, так как осеннее похолодание в Сибири наступает значительно раньше. Нарастание численности осенней жигалки в Сибири приурочивается ко второй части лета, когда воздух более влажен.

Суточную активность изучаемого насекомого мы проследили в конюшне ипподрома (табл. 2).

Таблица 2

Суточная активность Stomoxys calcitrans L. на ипподроме, в конюшне № 3, 17 августа 1951 г.

Часы	0	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22
Число отловленных мух . . .	—	—	—	2	2	3	3	3	3	2	2	—

Подводя итог всему сказанному, можно заключить, что осенняя жигалка — Stomoxys calcitrans L., видимо, довольно широко распространена по территории Сибири. Однако этот вид не достигает здесь значительной численности и, очевидно, поэтому до сих пор не был тут обнаружен.

Литература

Жовтый И. Ф., 1948. Энтомологический сачок с отнимающимся дном, Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, вып. 6.— 1950. О годовом цикле комнатной мухи Musca domestica в условиях Барабы (канд. дисс.), Новосибирск.

Зимин Л. С., 1950. Настоящие мухи и жигалки фауны СССР (автореф. докт. дисс.), Л.— 1951. Семейство Muscidae. Настоящие мухи, Фауна СССР, Изд-во АН СССР, М.— Л.

Кузина О. С., 1950. Сравнительно-паразитологическое и экологическое наблюдение над жигалками Stomoxys calcitrans, Haemotobia stimulans и Lyperosia irritans, Сб. «Эктопаразиты», вып. 2.

Порчинский И. А., 1910. Осенняя жигалка, ее связи с другими видами мух и борьба с нею, Тр. бюро по энтомол., т. VIII, вып. 8.

БОБРЫ В МЕЛКИХ ЛЕВОБЕРЕЖНЫХ ПРИТОКАХ РЕКИ ОКИ

Л. В. ЗАБЛОЦКАЯ

Приокско-Террасный государственный заповедник

В Советском Союзе успешно проводится работа по заселению речным бобром лесных водоемов. Расселение бобров из основных резерватов (Воронежский заповедник, БССР) проводилось обычно относительно большими группами, часто с несколькими повторными завозами в каждый район выпуска. В 1948 г. сделан опыт выпуска бобров малой группой (4 экз.) в мелкие водоемы сравнительно густо населенного Серпуховского района Московской области без повторного завоза. Результаты этого опыта представляют интерес.

Две пары бобров: пара (самец и самка) бурой масти, 2-летнего возраста и пара черной масти, 3-летнего возраста,— были выпущены в июне

на территории Приокско-Террасного заповедника в р. Таденку — мелкий левый приток Оки. Речки в районе выпуска по своим гидрологическим свойствам значительно отличаются от водоемов Воронежской области, откуда были доставлены бобры. В р. Таденке вследствие крутого падения уровня русла — быстрое течение, средняя глубина — всего 15—20 см, средняя ширина — 2—3 м. Дно русла большей частью каменистое, берега песчаные, с задерненной поверхностью. Водная растительность почти отсутствует, пойма довольно узка, на значительной части русла вплотную к урезу воды подступают ельники. Бобров выпустили на участках со сравнительно спокойным течением и песчано-илистым дном, где предварительно небольшими плотинами уровень воды был поднят на 1 м и в берегах были вырыты норы-приемники. Пара бурых бобров обосновалась в месте выпуска и с 1949 г. ежегодно давала приплод, состоящий из трех щенят (в 1950 г. было два щенка). Черные бобры после выпуска разъединились (они были объединены в пару всего лишь за день до отправки) и в течение первого года поодиночке переселились на р. Головлинку — также левый приток Оки, в Ступинском районе, Московской области, проделав по Таденке и вниз по Оке путь около 30 км. Первый приплод у черной пары появился в связи с этим лишь в 1950 г., когда завезенные звери имели уже 5-летний возраст [1].

Мелкая речушка Головлинка имеет протяженность 9—10 км; в районе поселения бобров ее берега покрыты небольшими зарослями осины, березы и ивы. Интересно, что постоянные норы бобрами были вырыты вблизи деревни Головлино всего в 150 м от здания школы, расположенной на берегу речки. В месте этого поселения бобров в пастбищный период постоянно бродит скот, производятся рубки леса. Непосредственно вблизи жилых нор проложена кладка, по которой жители деревни переходят на левый берег реки. Зимой местные охотники вскрыли туннельные зимние лазы бобров на берег речки, но эти разрушения, так же как и постоянная пастьба скота по берегам Головлинки, не заставили животных покинуть облюбованный ими участок. Это поселение просуществовало вблизи деревни почти 3 года. В конце 1950 и начале 1951 г. русло речки было заполнено густыми маслянистыми шлаковыми водами, и бобры перекочевали на р. Лопасню; там они были обнаружены в августе 1951 г. С. В. Кириковым в старице возле села Барыбино.

Приплод бурой пары расселяется по достижении 2-летнего возраста по мелким речкам и ручьям Серпуховского района. В 1951 г. появилось поселение на р. Сушке (средняя глубина Сушки — 12—15 см), сходной по характеру русла с р. Таденкой. В 1952 г. бобры появились в низовьях р. Речмы и в 1953 г.— на Павловом ручье, имеющем среднюю ширину всего 80—90 см и среднюю глубину — 8—9 см. Новые поселения на р. Сушке и Павловом ручье расположены вблизи населенных пунктов (на расстоянии от 200 до 1000 м).

На Таденке семья бурых бобров развила интенсивную строительную деятельность и сильно изменила характер русла в благоприятную для себя сторону. Тремя плотинами эти бобры подняли уровень воды в речке на протяжении около 1,5 км, а верхней плотиной совсем переместили русло, направив воду на низменный берег. Общий поток воды был разбит на мелкие ручейки, спускаемые бобрами в старое русло ниже плотины через каждые 30—80 м. На затопленных берегах усохла и выпала ель. Этим значительно осветлена пойма реки, в результате чего по берегам сильнее развились заросли ивняка, и на затопленных мелководных участках появилась водная растительность. Распространились хвощи, ирис сибирский, калужница, рогоз, соотвественно стало возрастать и значение этих видов в питании бобров.

[1] Следует отметить, что отправка для выпуска с целью реакклиматизации недостаточно сдружившихся пар бобров почти всегда ведет к разъединению их, преждевременному расселению и задержке размножения в первые годы.

На Таденке встречено четыре типа нор бобров: 1) сложные жилые постоянные норы в высоких участках берега; 2) временные защитные норы длиной всего в 2,5—3 м; эти норы устраиваются в большом количестве по всему занятому семьей отрезку реки; 3) туннельные сквозные норы, начинающиеся под водой и открывающиеся на берегу в 5—8 м от уреза воды; сквозные норы используются зимой для выхода бобров на берег из скованного льдом водоема; 4) туннельные сквозные норы, соединяющие две соседние излучины реки для сокращения пути в местах частых передвижений бобров; длина туннелей — 8—10 м. На Таденке и Головлинке наблюдалось сооружение небольших хаток. На Таденке хатка использовалась только самкой в период щенения и выкармливания бобрят.

Общая протяженность отрезка реки, занятого семьей на Таденке, вначале была равна 700 м, затем, с увеличением семьи, достигла 1200 м, на Головлинке — 400 м. Участок реки, занятый бобровым поселением, полнее использовали более подвижные члены семьи — переярки и самец. Они посещали водоем, где находилась самка с сеголетками, лишь время от времени. Самец обитал преимущественно в 500 м от основной жилой норы, переярки кочевали по всему отрезку реки, занятому семьей. С августа семья начинала держаться вместе, однако переярки иногда продолжали бродить и приступали даже к заготовке древесного корма отдельно от старых бобров; но перед ледоставом присоединялись к семье и они.

Суточный цикл бобров заметно менялся в зависимости от местоположения поселения, сезона года и возраста зверей. Вблизи деревни на рр. Головлинке и Сушке звери выходили из нор только с наступлением темноты. В удаленном от жилых мест поселении на р. Таденке бобры появлялись летом на поверхности водоема в 16—17 час., в начале зимы под тонким слоем прозрачного льда можно было наблюдать молодых бобров в 12—13 час. В весенне-летний период первыми на поверхности водоема появлялись переярки, затем самец и с наступлением темноты — самка [2]. Осенью первыми выходили подросшие сеголетки, за ними самец и переярки и позднее всех — осторожная самка.

В летнее время основное место в питании бобров занимают луговые травы, затем листья и побеги древесных и кустарниковых пород. Водные растения (рогоз, калужница, тростник и др.), играющие существенную роль в питании воронежских бобров, в обследованных нами поселениях значения не имели, так как встречались в небольшом количестве. Общее число кормовых растений бобров — свыше 65 видов, из них 14 древесных и кустарниковых пород. Главные кормовые породы в осенне-зимний период — осина и ивы, в летний период главный кормовой вид — лабазник вязолистный, образующий основную массу травостоя луга. Из общего числа поедей бобров на Таденке лабазник составляет 54%, бодяк огородный — 13,2%, крапива и гравилат речной — 3,5—3,8%, осоки, бутень, дягиль, дудник, сныть — от 1,3 до 2,5%, прочие виды (рогоз, зверобой, калужница, скерда, щавель обыкновенный, вербейник и др.) — от 0,25 до 0,8% [3]. На летние корма в условиях юга Подмосковья бобры переходят в конце апреля — начале мае и используют их до середины октября. Первые единичные рубки осин начинаются в конце июля, реже в августе. Интенсивно заготавливаются древесные корма с начала сентября и до замерзания водоемов в конце ноября. В первый после выпуска осенне-зимний период пара бобров на Таденке срубила 90 осин диаметром 6—16 см, на Головлинке — 91 осину диаметром 6—10 см и около 100 побегов ивы. Дальнейшие наблюдения показали, что древесные корма в таком количестве заготавливаются лишь в первую после выпуска зиму;

---

[2] Старых бобров можно было различать по вдетым в уши кольцам; кольцевание проводилось в Воронежском заповеднике.

[3] В работе по учету поедей бобров участвовали Ю. Швецов, И. Ярхо и Н. Козьмина.

в последующие годы, несмотря на рост семьи и обилие кормов, количество древесного корма, заготавливаемого в поселении на зиму, сокращается вдвое.

В 1950—1953 гг. отмечено три случая гибели бобров. В мае 1950 г. на Таденке у нор найден труп годовалого бобренка (самка) из первого приплода молодой самки. Бобренок сильно отстал в росте, повидимому, с первых дней (длина тела — 42,2 см, длина хвоста — 17,5 см, ширина хвоста — 3,5 см). В мае 1952 г. 2-летний бобр (самец) погиб при расселении в рыбачьих сетях в низовьях р. Речмы. В марте 1953 г. в поселении на Таденке найден труп старой самки (привезенной из Воронежа), погибшей от ранения. При вскрытии самки обнаружено три эмбриона — два длиной в 102 и 105 мм и один резорбировавшийся. Общее количество зверей в 1953 г. в колонии бурых бобров на рр. Таденке, Сушке и Павловом ручье — 13—14 экз.

Подытоживая 5-летние наблюдения, можно сказать, что опыт выпуска бобров в мелкие лесные водоемы населенных местностей дал положительный результат. Бобры регулярно дают приплод, успешно расселяются и осваивают мало пригодные для них, на первый взгляд, водоемы, изменяя своей деятельностью как гидрологические, так и кормовые условия их в благоприятную для себя сторону.

Одновременно улучшаются кормовые и защитные условия мелких лесных речек, заселенных бобрами, и для выдры. Водоемы бобров, где появляется в значительном количестве мелкая рыбешка, обеспечивают выдр на время их заходов пищей и удобными убежищами в виде многочисленных временных и сквозных бобровых нор. При осмотре старых нор мы часто находили в них кучки помета выдры с остатками рыбы (плотва и др.). Выводок выдр наблюдается каждую весну в одном из пойменных озер возле Оки. Семья выдр (самка с двумя молодыми) делает регулярные заходы на Таденку в течение осени, зимы и в предвесенний период. Ранее обход Таденки — от устья до истоков и обратно — семья делала в течение 3—4 суток, с появлением бобровых водоемов выдры стали задерживаться в каждом из них по нескольку дней.

Образование поселений бобров на территории деревни Головлино, у деревни Сушки и у зубрового кордона заповедника подтверждает возможность обитания этих зверей непосредственно вблизи населенных пунктов, если только нет прямого преследования их, и позволяет расширить выпуск бобров для реакклиматизации в культурных ландшафтах сравнительно густо заселенных лесных районов.

К БИОЛОГИИ ЗАЙЦА-БЕЛЯКА НА КОЛЬСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ

М. И. ВЛАДИМИРСКАЯ

Печоро-Илычский государственный заповедник

Зайцев-беляков на Кольском п-ове немного. Больше всего зайцев держится вдоль линии Кировской железной дороги, где хвойные леса сильно повырублены или пострадали от пожаров и на их месте появилась богатая поросль березы. Обычны зайцы возле поселков Апатиты и Хибины, где они кормятся на полях и огородах. В больших лесных массивах, не тронутых хозяйственной деятельностью человека, зайцев мало.

В Лапландском заповеднике зайцы придерживаются главным образом еловых лесов. В борах и на гарях их значительно меньше, а в горной тундре они встречаются преимущественно летом.

Подобное размещение зайцев зависит главным образом от наличия кормов. В ельниках имеется относительно большое количество лиственных пород, служащих основным кормом зайцев в зимнее время. Летом ельники богаты зелеными кормами — ягодными кустарничками, в особенности черникой; по сырым участкам развивается богатая травянистая растительность. В то же время в разнотравных ельниках подлесок часто развивается лучше, чем в других северных лесах, что вместе с значительной захламленностью ельников дает здесь зайцам большое количество укрытий.

Примесь лиственных пород в борах значительно меньше и состоит главным образом из березы, реже — ивы и очень редко — осины. Рябина в борах почти совсем не встречается. Травянистая растительность бывает развита слабо, так как большая часть северных боров имеет ягельный и чернично-ягельный покров.

На свежих гарях летом зайцы находят густые заросли иван-чая и молодые побеги березы. Зимними кормами гари бедны. Подрост и подлесок как в борах, так и на гарях развит слабо, валежника мало, и поэтому защитные условия этих стаций плохие.

В горной тундре зайцы живут главным образом летом, питаясь там карликовой березой, ивами и травой, обильно растущей по берегам тундровых ручьев и озерков. Зимой, когда низкорослая растительность тундры бывает покрыта снегом, зайцы заходят сюда реже.

В зимнее время зайцы охотно держатся по берегам ручьев и рек, где пищей им служат прибрежные заросли березы и ивы. Из табл. 1 видно, как распределяются встречи зайцев в заповеднике в теплый и холодный периоды года. Следует отметить, что зимой встречи зайцев регистрировались по следам, летом — только по встрече самих животных. Поэтому для зимы мы располагаем 130 наблюдениями, а для лета только 33.

Судя по трем желудкам зайцев, добытых в июне и августе 1939 г., летом зайцы питаются почти исключительно зелеными частями растений, переходя на этот корм, как только свежая зелень начнет подрастать.

Зимой основным кормом зайцев служат кора и ветви лиственных пород; кроме того, они едят стебли и сухие листья травянистых растений,

Таблица 1

Распределение встреч зайцев по биотопам (в %)

Периоды	Ельники	Боры	Гари	Горная тундра	Берега рек и ручьев
Снежный период (ноябрь—май)	57	5	8	7	23
Бесснежный период (июнь—октябрь)	39	7	17	29	8

выкапывая их из-под снега. Всего у нас имеется 175 данных о поедании зайцами различных растений и их частей (табл. 2).

В продолжение всей зимы зайцы постоянно грызут тонкие ветки березы, но кору трогают редко. Из 16 зарегистрированных случаев погрыза березовой коры 12 приходится на апрель, что можно связать с началом сокодвижения у березы. Благодаря тому, что многие березы под тяжестью снега зимой склоняются вершинами до самой земли, веточным березовым кормом зайцы бывают обеспечены в неограниченном количестве. Несмотря на большое значение в питании зайца, береза не принадлежит к его любимым кормам, а поедается из-за отсутствия или недостатка других, предпочитаемых им кормов.

Таблица 2

Питание зайцев зимой

Виды растений	Поедаемые части	Число случаев поедания по месяцам*				В % от общего числа поедей, зарегистрированных по всем видам
		XI—XII	I—II—III	IV	V	
Береза пушистая . . .	Кора	—	4	12	6	31,4
„ „ . . .	Ветви	1	24	6	2	
Ивы		3	5	10	5	22,3
„	Ветви	2	8	5	1	
Осина	Кора	1	2	1	—	2,9
„	Ветви	—	1	—	—	
Рябина	Кора	1	11	9	6	18,3
„	Ветви	1	2	2	—	
Ольха серая	Кора	—	2	—	—	1,7
„ „	Ветви и почки	—	1	—	—	
Сосна	Кора	—	6	4	—	5,7
„	Ветви	—	—	—	—	
Карликовая березка . .	„	3	—	—	—	1,7
Ягодные кустарнички . .	Стебли	4	12	1	11	16,0
Всего		16	78	50	31	100

* Поедание нескольких ветвей или стеблей на одном дереве или кусте регистрировалось как один случай поедания.

Зимой зайцы едят как ветви, так и кору ив. Так же как и у березы, основная масса погрызов ивовой коры приходится на апрель (10 случаев из 23), но все же поедание ее по отдельным месяцам распределено более равномерно, чем поедание березовой коры. Иве заяц отдает заметное предпочтение перед березой, и хотя она встречается в наших лесах реже, чем береза, случаев поедания ее зарегистрировано лишь немногим меньше.

Рябина принадлежит к излюбленным кормам зайца, поедаемым в течение всей зимы. По данным Г. Новикова, из 32 учтенных им в ельниках погрызов зайцев, 18 обнаружено на рябинах, а остальные на березах и ивах. У рябины поедается как кора, так и ветви. В одном месте, где рябин довольно много, все они имеют погрызы зайцев, в то время как растущие тут же березы и ивы совершенно их лишены. В начале зимы, когда на небольших кустиках рябины еще сохраняются сухие листья, заяц охотно ест последние.

Осина, несомненно, принадлежит к излюбленным заячьим кормам, но из-за ее редкости на севере большого значения в питании местных зайцев она не имеет. Карликовая березка охотно поедается только в первую половину зимы, когда снег еще не глубок и ветви кустарника легко доступны.

Заметную роль в зимнем питании зайцев играют стебли ягодных кустарничков: брусники, черники и вороники. Вплоть до времени образования весеннего наста животные раскапывают снег, иногда до 60 см глубиной, доставая из-под него стебли и листья кустарничков (возможно, также и ягоды).

В районах хозяйственной деятельности человека — на вырубках — зайцы обгладывают кору с вершин срубленных сосен, на дорогах подби-

рают клочки оброненного сена. В подобных местах зайцев больше, чем в других участках леса.

В апреле отмечен один случай обгладывания ветви можжевельника и трутовика на березе.

В Кировском ботаническом саду зайцы повреждают яблони, малину, посадки лиственниц, кленов и тополей. Больше всего страдает от зайцев малина.

Плотность населения зайцев в лесах заповедника невелика, индивидуальные участки отдельных зверьков лишь в редких случаях соприкасаются друг с другом. Поэтому тропы, типичные для зайцев в зимнее время в более южных широтах, на севере встречаются преимущественно в местах рубки деревьев, так как эти участки привлекают наибольшее количество животных. Кроме того, тропы иногда возникают по берегам рек и ручьев, где зайцы жируют на узкой полосе приречного леса. В нетронутых человеком лесах заячьи тропы очень редки. Здесь они образуются лишь в тех случаях, когда между двумя большими снегопадами проходит значительный промежуток времени.

Зайцы часто используют для передвижения лыжни, иногда пробегая по ним большое расстояние. В феврале 1940 г. мне пришлось наблюдать след зайца, на протяжении 0,5 км шедший по старой, почти совсем засыпанной лыжне, следуя всем ее поворотам. 9 и 13 марта наблюдатель М. Тютин отметил, что по его лыжням постоянно ходит заяц. 5 апреля А. Насимович наблюдал, что по его старой, совершенно засыпанной снегом лыжне ходило несколько зайцев, обративших ее в настоящую «магистраль», от которой во все стороны отходили тропы.

Весной, когда тающий снег пропитывается водой и больше не держит животных, следы зайцев в лесу встречаются исключительно по крутым косогорам. Бо́льшая же часть зверьков на это время, видимо, поднимается в тундру, где появляются проталины.

Спят зайцы зимой в снежных норах, которые образуются под согнувшимися от тяжести снега вершинами берез и ив. Из девяти случаев встреч зайцев на лежке в шести они были отмечены в таких норах и по одному разу под снежным надувом, камнем и елкой. Глубина снежных нор достигает 1,5 м при диаметре в 20—25 см. Вход несколько у́же самой норы, имеющей вид камеры. Обычно нора достигает земли, и на дне ее обнажаются веточки ягодных кустарников.

Зайцев ловят лисицы и куницы. Росомаха тоже иногда ест зайцев, но добывает ли она их сама или подбирает остатки за другими хищниками нам неизвестно. В 1939 г. в гнезде беркута были найдены остатки пяти зайцев; несколько раз их встречали в погадках орлана-белохвоста. В 839 экскрементах лисицы, просмотренных А. Насимовичем, остатки зайцев обнаружены 55 раз — зимою в 4% случаев и летом в 9,3%. В 361 экскременте куницы А. Насимович отметил остатки зайцев 31 раз — зимою в 7% данных и летом в 4%. На следах куниц дважды были найдены остатки съеденных ими зайцев. В 113 экскрементах росомахи остатки зайцев встречены два раза.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXIV 1955 ВЫП. 3

РЕЦЕНЗИИ

В. А. ДОГЕЛЬ, **ОЛИГОМЕРИЗАЦИЯ ГОМОЛОГИЧНЫХ ОРГАНОВ КАК ОДИН ИЗ ГЛАВНЫХ ПУТЕЙ ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНЫХ**, изд. Ленинградского государственного университета, Л., 1954, 368 стр.

Едва ли будет ошибкой сказать, что за последнее время внимание биологов в области эволюционного учения направлено главным образом на вопросы причинности исторического развития животных и растений и его экспериментальное изучение, в то время как проблемам эволюционной морфологии уделяется совершенно недостаточное внимание. Более того, широко распространено мнение, что морфологические исследования, блестяще развиваемые русскими учеными в XIX и начале XX в., в настоящее время уже в какой-то мере исчерпали себя и ничего принципиально нового для эволюционного учения дать не могут. Не случайно, например, что во введении к своей замечательной работе «Основы сравнительной анатомии беспозвоночных» В. Н. Беклемишев должен был специально остановиться на соотношениях между систематикой и связанной с нею сравнительной морфологией, с одной стороны, и с другими, «высшими», дисциплинами, с другой, причем весьма сдержанно назвать полуистиной взгляд на первые как на преодоленную ступень знания по сравнению с физиологией, генетикой и т. п., бытующий, к сожалению, среди массы биологов и — что особо печально — среди молодых исследователей. Блестящим опровержением подобных пессимистических взглядов на сравнительную морфологию является вышедшая в самом конце 1954 г. книга В. А. Догеля «Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных», разбору которой и посвящена настоящая рецензия.

В. А. Догель известен как крупнейший специалист в области морфологии беспозвоночных животных, уже свыше 20 лет работающий над изучением количественных изменений органов. Первые его работы, посвященные данной проблеме, появились еще в 1929 г. и касались вначале количественных изменений органелл одноклеточных животных. Далее В. А. Догель перешел к изучению соответственных изменений и у многоклеточных животных. Принципы, выдвинутые при этом В. А. Догелем, в наиболее полном виде излагаются в обсуждаемой работе, хотя они и ранее были уже известны широкому кругу биологов и встретили самое сочувственное отношение. В частности, и автор настоящей рецензии полностью разделяет основные принципы теории олигомеризации, причем их применение позволило решить ряд существенных вопросов филогенеза изучаемых нами групп животных.

Основные взгляды В. А. Догеля сводятся к тому, что в процессе эволюции животных существенным изменениям подвергаются не только форма и величина различных органов, но и их количество и эти количественные изменения имеют вполне закономерные особенности с определенным, характерным для большинства многоклеточных животных, направлением процесса. Поскольку изменение числа органов связано с вопросом о численных особенностях их закладки, то естественно, что первым принципом, который был разобран В. А. Догелем, является принцип численности закладки органов, а уже затем процессы, ведущие к последующим изменениям.

Еще в 1929 г., при изучении изменений органелл простейших, В. А. Догель устанавливает принцип полимеризации, т. е. увеличения числа гомологичных и гомодинамных органелл или органов в процессе исторического развития отдельных групп животных. Этот принцип оказывается ведущим в эволюции у Protozoa, в то время как для многоклеточных животных, как показали дальнейшие исследования В. А. Догеля, он играет второстепенную роль.

Что касается последних, т. е. Metazoa, то при изучении огромного материала как по беспозвоночным, так и позвоночным В. А. Догелю удается установить иные принципы исторического развития особенностей численных изменений органов. Первым и решающим для развиваемых автором взглядов является принцип множественной закладки новообразующихся органов, впервые, по существу, открытый В. А. Догелем, несмотря на то, что факты, подтверждающие данный принцип, были широко известны и ранее. Значению множественной закладки посвящена специальная глава общей части работы, на которой мы остановимся далее. Сейчас же отметим только, что, говоря о множе-

ственной закладке новообразующихся органов, В. А. Догель особо оговаривает, что в течение эволюции той или иной группы животных вполне вероятно и закономерно неоднократное повторение этого процесса, т. е. возникновение нового источника для последующих морфо-физиологических филогенетических изменений.

После множественной закладки органов дальнейший путь эволюции у многоклеточных идет в сторону уменьшения их числа. Отсюда вторым принципом, устанавливаемым В. А. Догелем, является принцип олигомеризации органов. Сам термин «олигомеризация» предложен В. А. Догелем в 1936 г. Необходимо сразу же оговориться, что во всех своих работах, посвященных вопросам олигомеризации и полимеризации, В. А. Догель постоянно подчеркивает относительность этих процессов, не приписывая ни одному из них исключительного значения в численных изменениях органов или органелл определенных групп животного мира.

Таковы основные принципы изменений численных соотношений эволюционирующих органов, установленные В. А. Догелем. При этом, как особо и вполне справедливо указывает автор, говоря об изменениях числа органов, надо все время иметь в виду, что речь идет только о гомологичных — однозначных (что подчеркнуто и в названии книги) и гомодинамных органах.

Выдвигаемые В. А. Догелем принципы весьма просты и понятны. Казалось бы, на первый взгляд, они не являются чем-то особо существенным, тем не менее это совершенно не так, и книга В. А. Догеля показывает с огромной убедительностью, какое крупнейшее значение в понимании эволюционного процесса имеют обоснованные им принципы множественной закладки и последующей олигомеризации гомологичных органов, представляющие в целом совершенно оригинальную теорию олигомеризации гомологичных органов. В связи с этим можно считать, что выход в свет работы В. А. Догеля является выдающимся событием в нашей биологической литературе, а предложенная им теория ляжет в основу целого комплекса новых работ в области эволюционной и сравнительной морфологии животных.

Рецензируемая книга распадается на две части — частную, содержащую в основном факты по изменению количества гомологичных органов у различных многоклеточных, и общую, где излагаются теоретические соображения автора об олигомеризации и полимеризации в связи с вопросами о значимости этих процессов в эволюции животного мира.

Коротко остановимся сначала на первой части. Она занимает 272 стр., т. е. приблизительно две трети всей книги, и содержит последовательно изложенные данные об олигомеризации и полимеризации в различных группах животных, начиная от кишечнополостных и кончая млекопитающими. Интерес этой части, однако, не исчерпывается систематизацией огромного фактического материала по обоим процессам (автор приводит около 400 примеров). Чрезвычайно существенна эта часть и тем, что в отдельных ее разделах автор излагает ряд соображений по филогенетическим связям различных групп, базируясь на принципах олигомеризации органов. Этому же посвящен и один из разделов общей части — о значении учения о множественной закладке органов и о тенденции к олигомеризации гомологичных органов для решения вопросов филогении. Ряд взглядов автора является созвучным общепринятым, но многие совершенно оригинальны и в связи с этим требуют специального рассмотрения. Так, прежде всего в разделе о ресничных червях автор излагает высказываемые им и ранее соображения о двойственном происхождении турбеллярий от одной и той же исходной группы — гребневиков. В. А. Догель полагает, что Polyclada происходят от ползающих гребневиков типа Platyctenea, т. е. в соответствии с имевшей ранее широкое распространение теорией А. Ланга, а Acoela и связанные с последними группы — от «личиночных стадий ктенофорообразных предков, которые стали размножаться неотенически, не достигая состояния взрослой ктенофоры» (стр. 32), т. е. аналогично взглядам, высказанным Л. Граффом и поддерживаемым в настоящее время большинством современных специалистов по плоским червям. Подобное оригинальное объединение двух противоречивых теорий нам кажется заслуживающим всяческого внимания и имеющим значительное вероятие. Не вдаваясь в подробности, можно сказать, что схема, предлагаемая В. А. Догелем, успешно показывает причины различий и сходств в морфологии Polyclada и Acoela и лишний раз подчеркивает необходимость изучения параллельных особенностей, которые возникают в группах, происходящих от общих предков, но независимо друг от друга.

Вслед за Б. Е. Быховским (1937) и В. Н. Беклемишевым (1952) автор принимает разделение сосальщиков на два самостоятельных класса — Monogenoidea и Trematoda, а также признает выделение Udonellidea из моногенетических сосальщиков, произведенное А. В. Ивановым в 1952 г. Материалы, приведенные В. А. Догелем в соответствующей части, показывают различие тенденций в процессах олигомеризации и полимеризации в этих трех классах, что лишний раз подчеркивает правильность их обособления друг от друга.

Что касается принимаемых автором филогенетических схем ленточных червей О. Фурмана (1931) и Р. Дольфуса (1942), то нам они кажутся частично ошибочными. В частности, Pseudophyllidea мы считаем наиболее примитивными из всех отрядов. В связи с этим ряд примеров олигомеризации В. А. Догеля может оказаться ошибочным и должен быть истолкован иначе. В первую очередь это касается органов прикрепления. Есть все основания полагать, что исходное число оформленных прикрепительных орга-

нов — два, а не четыре, а следовательно, здесь шел процесс не олигомеризации, а полимеризации. Однако при этом надо сказать, что первичными органами прикрепления ленточных червей были многочисленные головные железы переднего края головки, т. е., иными словами, вначале действительно шел процесс олигомеризации, на базе которого затем происходило увеличение числа прикрепительных органов.

Мысль автора о генетической связи стилетов немертин с грушевидными органами турбеллярий является весьма плодотворной и вероятной, хотя, как это справедливо отмечает автор, требует дальнейших подтверждений.

В разделе о щетинконогих кольчецах автор на основании численных соотношений отдельных частей половой системы малощетинковых червей (Oligochaeta) считает нужным пересмотреть их филогенетические отношения. Справедливо критикуя взгляды В. Михаэльсена, В. А. Догель предлагает рассматривать эволюцию олигохет как идущую по двум основным линиям, из которых одна охватывает Archioligochaeta в понимании Михаэльсена, а вторая — остальных олигохет, включая наземных. Схема В. А. Догеля довольно близка к предложенной в свое время Н. А. Ливановым, и, повидимому, ее следует признать весьма правдоподобной.

В противоположность большинству современных авторов, В. А. Догель сохраняет класс боконервных (Amphineura), объединяющий и бороздчатобрюхих (Aplacophora = Solenogastres auct.) и панцырных моллюсков (Placophora = Loricata auct.). При этом В. А. Догель полагает, что Aplacophora являются деградирующей группой, никоим образом не могущей стоять в начале общего ствола моллюсков, что, понятно, вполне справедливо. Однако нам кажется, что объединение бороздчатобрюхих и панцырных моллюсков в один класс едва ли возможно, как это ранее указывал и сам В. А. Догель в «Руководстве по зоологии» (т. II, стр. 321). Если придерживаться подобной точки зрения, то следовало бы быть последовательным и по тем же причинам объединить в один класс и Turbellaria, и Monogenoidea, и Cestoda, что едва ли может быть принятым, хотя оснований к этому, пожалуй, больше, чем к объединению в один класс разбираемых классов моллюсков.

Наконец, упомянем еще о перестройке системы Pantopoda, произведенной В. А. Догелем на основании изучения процесса олигомеризации в этой группе и прекрасно им обоснованной.

Таким образом, хотя некоторые из филогенетических выводов В. А. Догеля и кажутся нам недостаточными или вызывающими сомнение, в общем можно считать, что они представляют значительный интерес и послужат материалом для дальнейших, весьма существенных исследований в этом направлении.

Что касается специальной части в целом, то она характеризуется, как и все работы В. А. Догеля, обстоятельностью, и фактическое ее содержание едва ли может вызвать какие-либо сомнения. К недостаткам этой части мы отнесли бы разделение приводимых примеров на две группы изменений — эктосоматических и эндосоматических органов. Несмотря на то, что во введении сказано о количественных различиях в процессе олигомеризации в этих двух группах, а также о несколько ином понимании самих терминов экто- и эндосоматических органов, чем у А. Н. Северцова, нам кажется мало целесообразным подобное подразделение при изложении фактических данных о процессах олиго- и полимеризации. Это тем более существенно, что в ряде случаев определенные части одной системы органов рассматриваются благодаря этому и среди эктосоматических, и среди эндосоматических органов (см., например, стр. 127 и др.).

Надо отметить также, что и сам автор не выдерживает предложенного принципа изложения в ряде групп, как, например, у немертин, пластинчатожаберных, головоногих, пауков, клещей, всех позвоночных и т. д. Поэтому было бы проще избежать подобного подразделения текста. Отметим попутно, что в общей части (стр. 291) определение эктосоматических и эндосоматических органов несколько иное, чем во введении ко всей работе, что также в известной мере дезориентирует читателя. Наконец, утверждение В. А. Догеля о том, что у эндосоматических органов процесс олигомеризации встречается реже, кажется весьма вероятным, хотя требует больших фактических подтверждений, так как внутренние органы разобраны в ряде случаев с меньшей полнотой, чем наружные.

Вторая, общая часть книги состоит из четырех глав, не равнозначных друг другу ни по важности вопросов, в них разбираемых, ни по объему.

Первая из них касается вопроса о множественной закладке органов как предпосылке к явлениям олигомеризации и в свою очередь распадается на два раздела — «Случаи множественной закладки органов» и раздел, обсуждавшийся выше,— «Значение учения о множественной закладке органов и о тенденции к олигомеризации гомологичных органов для решения вопросов филогении». В первой части рассматриваемой главы В. А. Догель устанавливает на основании фактов, изложенных в специальном разделе книги и здесь анализируемых, следующие основные положения: 1) множественная закладка органов наиболее часто встречается тогда, когда они первоначально представляют одно- или малоклеточные образования; 2) наиболее часто множественная закладка наблюдается у органов, развивающихся из эктодермы и связанных с поверхностью тела, т. е. подверженных прямому и непосредственному воздействию окружающей среды; при этом подавляющее большинство органов закладывается более или менее равномерно по всей поверхности тела.

Особо в этой главе рассматривается вопрос о псевдополимеризации у плоских червей

(Trematoda) и некоторых медуз, а также вопросы о вторичности множественного числа гонад у немертин и Enteropneusta.

В целом эта часть весьма интересна, так как в ней показана прежде всего ведущая роль внешней среды в формировании особенностей живых организмов, причем дается анализ последовательности воздействий внешней среды на определенные системы органов, закладывающихся множественно. Так, наиболее часто множественная закладка происходит в покровно-защитных органах, затем — органах дыхания и наконец — глазах и сходных с ними органах. На долю этих органов приходится около 70% разбираемых случаев, в то время как остальные 30% падают в основном на внутренние органы. При этом В. А. Догель обратил внимание на аналогичное влиянию внешней среды воздействие целомической жидкости на органы мезодермального происхождения, считая, что эта жидкость служит важным стимулятором для формирования внутренних множественных органов, таким же, как вода, воздух и другие внешние факторы для наружных.

Весьма важен разбираемый в этой же главе вопрос о первичности и вторичности множественности органов у паренхиматозных и некоторых других животных. В. А. Догелю удалось показать, что явление полимеризации в ряде случаев имеет вторичный характер по отношению к олигомеризации. Этот вывод нам кажется имеющим принципиальное значение, и на нем мы несколько ниже остановимся подробнее.

К недостаткам главы в целом можно отнести некоторые неточности, допущенные при составлении списков примеров множественной закладки органов, не имеющие, впрочем, принципиального значения.

Вторая глава общей части посвящена обзору распространенности явлений олигомеризации и полимеризации у разных групп животных и анализу различных типов олигомеризации.

Наиболее важным выводом из этого раздела является установление факта, что олигомеризация наиболее широко распространена у самых крупных и у наиболее высоко организованных типов животного мира,— вывод, показывающий эволюционное значение этого процесса. Мы полагаем, однако, что этот вывод все же не вполне правилен и на самом деле явление олигомеризации распространено более или менее одинаково во всех прогрессивно развивающихся группах многоклеточных, что позволяет расширить выводы В. А. Догеля. Отсюда принцип олигомеризации приобретает еще большее эволюционное значение, чем можно предполагать на основании заключения автора. Нельзя также не добавить, что наличие четко выраженных процессов олигомеризации различных органов у таких содержащих сотни тысяч видов групп, как моллюски или членистоногие, во много раз увеличивает число примеров, приводимых автором. При оценке распространенности явления олигомеризации все время надо иметь в виду и оценивать численный объем того, что скрывается за каждым приводимым примером.

Значительный интерес представляет попытка В. А. Догеля дать классификацию типов олигомеризации. Эта попытка приводит к выводу о наибольшем распространении типа полной редукции части имевшихся ранее гомологичных образований и значительно более редком типе олигомеризации путем слияния или посредством смены функции частью первоначально гомодинамных и гомологичных органов. Самая классификация типов олигомеризации интересна анализом направлений процессов, как пространственным, в смысле особенностей путей олигомеризации в теле животного, так и временным, когда процессы олигомеризации изменяются в связи со стадиями развития отдельных животных и в эволюции определенной их группы.

Касаясь вопросов полимеризации, В. А. Догель показывает значительно меньшую распространенность этого явления у многоклеточных животных и приводит некоторый анализ его типов, связывая отдельные моменты организации животных с проблемами целостности организма и павловской физиологией. Анализ В. А. Догеля весьма любопытен, в особенности тогда, когда он пытается показать особый тип смешения обоих процессов на примере плектонефридиев некоторых кольчатых червей. Не менее интересным является мнение автора о процессе замены исчезающих хватательных щупалец у сифонофор путем образования боковых ветвей на единственном сохраняющемся щупальце. Однако нам кажется, что недостатком работы В. А. Догеля является отсутствие достаточного анализа соотношений между обоими противоречивыми процессами — олигомеризации и полимеризации. Несмотря на то, что в предыдущей главе, как уже указывалось, им сделан важный вывод о вторичности процесса полимеризации по отношению к олигомеризации, эта плодотворная мысль не развита далее, а между тем можно считать, что это — один из существенных принципов эволюционного процесса, подмеченный, но не вскрытый в достаточной степени В. А. Догелем. Очень тонко проанализированные последним особенности появления гомологичных и гомодинамных органов путем последовательного роста едва ли следует рассматривать как настоящую полимеризацию — скорее этот процесс следовало бы считать растянутой во времени множественной закладкой органов, т. е. частным случаем того же самого исходного для олигомеризации процесса. Если с этой точки зрения разобрать некоторые группы низших Metazoa, то соотношение процессов олиго- и полимеризации не будет производить такого разноречивого впечатления, как это кажется в настоящее время.

В заключительной части главы В. А. Догель рассматривает характер олигомеризации у метамерных и неметамерных животных и приходит к выводам, что этот процесс наиболее широко распространен у первых, что вполне понятно и не вызывает особого удивления, как это подчеркивает и сам автор.

Наибольший теоретический интерес имеют две заключительные главы о направленности эволюции и некоторых кажущихся возражениях против теории олигомеризации.

Через всю книгу В. А. Догеля красной нитью проходит мысль о единстве и противоречивости формы и функции и взаимосвязи их с внешней средой, т. е. диалектическое понимание морфологических процессов. Тем более важна оценка выдвигаемой им теории олигомеризации с точки зрения значимости ее для понимания эволюционного процесса животного мира и ее отношения к основным вопросам эволюционного учения.

Вне всякого сомнения, теория олигомеризации впервые ставит вопрос о направленности эволюции на твердую почву и, в противоположность многочисленным идеалистическим теориям ортогенеза, дает диалектико-материалистическое представление о характере и относительности направленности эволюции.

Анализируя амплитуду процесса олигомеризации в различных группах, В. А. Догель приходит к выводу о функциональном пределе морфологического процесса, обусловленном факторами соотношения с окружающей средой, таким образом успешно решая вопрос и о причинных связях эволюционного процесса. Если при этом вспомнить высказанные нами в начале рецензии соображения о современных взглядах на эволюционную морфологию, то ясно видно, насколько они ошибочны и какие большие достижения может иметь изучение морфологии животных при диалектическом анализе их строения.

Весьма существенно, что В. А. Догель подчеркивает относительность направленности эволюции, так как олигомеризация не является единственным путем изменений и, как хорошо показано автором, имеются и другие пути, ведущие к иным особенностям хода эволюции. Однако при анализе всех этих процессов В. А. Догелю удается показать, что основой их является правильно понимаемый процесс концентрации функции органов и все более и более проявляющаяся целостность организма в понимании И. П. Павлова. Отсюда становится ясным, что четко сформулированные взгляды В. Н. Беклемишева (1952) об интеграции нервной системы и значении этого явления в морфологической эволюции являются обоснованием только части фактов, укладывающихся в общую схему теории олигомеризации.

Иными словами, можно считать, что олигомеризация, а соответственно и первоначальная множественная закладка органов, есть ведущие, хотя и не единственные, принципы морфо-физиологической эволюции животных, позволяющие представить не только прошлое этого процесса, но и указать на определенные дальнейшие его направления.

Нельзя не остановиться на вопросе о физиологическом «отборе» органов в процессе олигомеризации. В. А. Догель показывает, что при эволюции множественных гомологичных органов происходит как бы «отбор» тех органов, которые сохраняются благодаря более «выгодному» положению в теле животного как с точки зрения развития самого органа, так и всего организма в целом. Это, несомненно, справедливо и, как совершенно правильно указывает В. А. Догель, не имеет отношения ни к отбору среди особей в понимании Ч. Дарвина, ни к представлениям о борьбе частей в пределах организма, принимаемых сторонниками представления об организме как о сумме независимых образований (Ру, Вейсман и т. д.). Однако вместе с тем хотелось бы во избежание смешения понятий воздержаться от подобного сходства терминологии и было бы лучше вместо термина «физиологический отбор» применить какой-либо иной (например, «физиологическое вычленение»).

На 14 страницах главы «Направленность эволюции» поднято еще много вопросов, представляющих существенный интерес, однако мы не в состоянии осветить их все. Укажем только, что заключительный раздел главы, посвященный сравнению соображений В. А. Догеля с теорией ортогенеза Эймера, вполне убедительно показывает разницу между материалистическим представлением о направленности эволюции и сугубо формалистическими — идеалистическими взглядами одного из видных ортогенетиков. Впрочем, теория олигомеризации в этом отношении и не требует, с нашей точки зрения, подобных противопоставлений.

Что касается последней главы, то она содержит обсуждение некоторых возможных критических замечаний по поводу теории олигомеризации, и в первую очередь по поводу того, что автор, говоря о прогрессивной эволюции, базируется на отрицательных моментах — прогрессирующем уменьшении числа гомодинамных гомологических органов. В. А. Догель показывает, что это и подобные ему возражения могут основываться исключительно на недооценке главного положения автора, который рассматривает только количественные отношения и не касается вопросов об изменениях структуры и функции органов, смены последними функции, гетеродинамности их и т. д.

В дополнении к последней главе В. А. Догель указывает на то, что в вышедшей в 1952 г. книге немецкого автора А. Ремане выдвинут закон «редукции числа однозначных структур и умножения числа органов», имеющий прямое отношение к разбираемой теме. Однако, как совершенно правильно указывает автор, А. Ремане незнаком с русскими работами, его «закон» обоснован весьма слабо, и приоритет теории олигомеризации не может вызвать никаких сомнений.

Приложением к книге является краткий перечень новых понятий и терминов, связанных с теорией олигомеризации, введенных автором, с указанием, где они появились в печати впервые. Несомненно, это весьма полезно.

К общим недостаткам книги следует отнести отсутствие списка литературы и отно-

сительно малое число иллюстраций. Нельзя не отметить, что тираж книги (2500 экз.) излишне мал и в связи с этим уже сейчас ее трудно достать, а в самом ближайшем времени потребуется переиздание.

Оценивая рассмотренную книгу в целом, можно еще раз повторить, что ее выход является важным событием в мировой биологической литературе. Более того, следует считать, что ее появление знаменует определенный этап в развитии советской морфологической науки. Взгляды, высказанные В. А. Догелем, уже в настоящее время поддерживаются рядом крупнейших советских биологов и в дальнейшем, несомненно, не только будут разделяться всеми морфологами, но и сыграют значительную прогрессивную роль в развитии связей эволюционной морфологии со сравнительной физиологией. Можно также полагать, что исследовательская разработка теории олигомеризации внесет еще много нового в разрешение сложнейших вопросов филогенетического изучения животного мира; решение последних без использования этой теории в настоящее время уже практически невозможно.

Б. Е. Быховский (Ленинград)

Р. А. АЛИМДЖАНОВ и Ц. Г. БРОНШТЕЙН, **НАСЕКОМЫЕ ХЛОПКОВЫХ И ЛЮЦЕРНОВЫХ ПОЛЕЙ УЗБЕКИСТАНА,** Труды Узбекского государственного университета им. Алишера Навои, вып. 52 (новая серия), 1954.

В 1954 г. вышла из печати работа Р. А. Алимджанова и Ц. Г. Бронштейн, озаглавленная «Насекомые хлопковых и люцерновых полей Узбекистана». Вопрос о выпуске подобного рода справочного пособия по материалам одной из среднеазиатских республик является вполне назревшим, и проявленную авторами в этом деле инициативу нужно приветствовать.

В настоящее время вышла первая, общая, часть этой работы, включающая определитель 29 отрядов насекомых. Последний, 30-й отряд перепончатокрылых перенесен во вторую, специальную, часть работы.

После предисловия дается общая характеристика класса насекомых (стр. 7—17) с перечнем 30 отрядов. Далее идет определительная таблица отрядов (стр. 18—23). Для каждого отряда и подотряда приводится краткая морфологическая характеристика. По каждому отряду дается таблица для определения семейств, родов и видов.

К сожалению, рецензируемая работа страдает существенными недостатками; главнейших из них мы коснемся подробнее.

Прежде всего следует подчеркнуть, что авторы рецензируемого пособия нечетко поставили перед собой цели этой работы. Судя по заглавию, можно было бы ожидать, что в пособие включены те виды насекомых, которые встречаются на полях хлопчатника и люцерны. Однако уже в предисловии (стр. 4) авторы говорят, что их работа «является попыткой оказать помощь работающим в области агротехники хлопчатника и других с о п у т с т в у ю щ и х культур» (разрядка здесь и ниже наша.— *Авторы*). Далее авторы указывают, что их задача заключается «в определении встречающихся на хлопковых и люцерновых полях и в их о к р у ж е н и и насекомых...». Объяснения, что́ подразумевают авторы под словом «окружение» хлопковых и люцерновых полей и какие культуры они считают сопутствующими хлопчатнику, авторы не дают.

Повидимому, это неясно и самим авторам рецензируемого пособия. Дело в том, что в определитель ими включены не только виды, встречающиеся на хлопковых и люцерновых полях и в их окружении, но и обитатели амбаров и складов и даже горных склонов. Таким образом, название работы не соответствует ее содержанию.

Кроме того, неясно, каким принципом руководствовались авторы в выборе представителей насекомых, характерных для того или иного ландшафта. Создается впечатление, что в работу включались виды случайные, нехарактерные для той или иной стации. В этом можно легко убедиться при разборе отдельных групп насекомых, включенных в определительные таблицы. Из тлей приведены 36 видов (стр. 87—102), среди которых связанных непосредственно с хлопковыми и люцерновыми полями насчитывается только пять, а остальные (31 вид) являются либо случайными, либо вовсе не встречаются в таких стациях; например, приводятся виды, связанные с гранатом (Aphis punicae Pass.), крушиной (Aphis rhamni Fonsc., стр. 95) и жимолостью (Hyadaphis xylostei Schrank., стр. 98). Как известно, эти кустарники не встречаются по окраинам хлопковых и люцерновых полей Узбекистана. Пять видов тлей, упомянутых в данной работе, живут на карагаче, два на яблоне и один на абрикосе. Допуская возможность наличия посадок этих древесных пород по обочинам дорог и полей хлопчатника и люцерны, авторы не упомянули многие другие виды тлей, связанные с теми же деревьями. Так, на карагаче в Узбекистане почти повсеместно встречаются Gobaishia pallida Halid. и Tinocallis saltans Nevs. В определителе почти совершенно не указаны виды тлей, связанные с тополями[1] и ивами, хотя последние являются одним из существенных компонентов древесных насаждений населенных пунктов в средне-

---

[1] Указан лишь один вид — Pterocomma populea turanica Nevs., причем автором, описавшим этот подвид, ошибочно назван Кальтенбах (стр. 98).

азиатских республиках и нередки в непосредственной близости от полей хлопчатника. Между тем среди тлей, живущих на тополях, имеется и эндемик Средней Азии — Chaitophorus jaxarti Nevs., являющийся обычным обитателем белого тополя.

Среди жуков, включенных в данный определитель, можно встретить виды, вредящие муке и запасам (роды Tribolium и Tenebrio, стр. 198), а также древесным насаждениям (усачи, слоники-трубковерты, златки и др.). В то же время не включены жуки, питающиеся в Узбекистане на хлопчатнике, например листоед Rhaphidopalpa foveicollis и др.

Из чешуекрылых не упоминаются такие обычные обитатели люцерновых полей Средней Азии, как голубянка — Lycaena ligurica Obth. и пяденица — Acidalia halimodendrata Ersch. В то же время в определитель включено более 10 видов чешуекрылых, встречающихся в Узбекистане исключительно в горах, например: крапивница — Vanessa urticae L., шашешница — Melithea cinxia L., перламутровка — Argynnis adippe L., голубянка — Lycaena amanda Rott., толстоголовки — Augiades comma L. и A. sylvanus Esp. и др.

Чрезвычайно серьезным недостатком рецензируемой работы является включение в нее большого количества чисто европейских видов насекомых и отсутствие в ней многих характерных представителей фауны Средней Азии. Так, из тлей в работе не указаны среднеазиатские эндемики Capitophorus chaetosiphon Nevs., Tinocallis saltans Nevs. и некоторые другие. Между тем включены такие редкие для Узбекистана и более характерные для Европейской части СССР виды, как Macrocsiphum rosae L., Aphis fabae Scop., A. evonymi F. Из жуков в рецензируемой работе не упомянуты характерные представители фауны Средней Азии — Amphicoma kuschakevitschi, Oryctes turkestanicus и в то же время описаны такие виды, как Amphicoma vulpes F., Oryctes nasicornis L. и др., не встречающиеся в Средней Азии. Из чешуекрылых в определитель вошло более 40 европейских и европейско-сибирских видов, не встречающихся в Узбекистане, например: подалирий — Papilio podalirius L., траурница — Vanessa antiopa L., перламутровка большая — Argynnis paphia L., голубянки — Lycaena corydon Poda., L. bellargus Rott. и L. eroides Friv., павлиноглазки — Saturnia spini Schiff. и S. pavonia L., кольчатый шелкопряд — Malacosoma neustria L. и ряд других. Зато не включены такие характерные долинные среднеазиатские виды, как голубянки — Lycaena charibdis Stgr., L. prosecusa Ersch., Thestor fedtschenkoi Frsch., перламутровка — Argynnis pandora Schiff., Vanessa xanthomelas Esp. и многие другие. Из богомоловых в определителе пропущены самые обычные для поливной зоны Узбекистана виды: Hierodula tenuidentata Sauss., Rivetina baetica Ramb., Bolivaria xanthoptera Ol., Armene pusilla Ev.

Кроме того, в работе имеется ряд недочетов методического порядка, иногда очень существенных.

Прежде всего работа содержит чрезвычайно мало иллюстраций — 29 рисунков на 29 отрядов насекомых, тогда как иллюстрации должны составлять основу любого определителя. Необходимо было включить рисунки, изображающие все те морфологические особенности, о которых говорится в тексте. Упоминание названий швов, щетинок, жилок и т. д., не сопровождаемое соответствующими рисунками, очень затрудняет определение, особенно для начинающих энтомологов, а иногда просто делает его невозможным.

Выбор рисунков чисто случаен. Так, почему-то нет совершенно рисунков по двукрылым и клопам. Из прямокрылых изображены два представителя, в то время как по жукам — девять представителей, из которых три являются амбарными вредителями. В тексте отсутствуют ссылки на рисунки.

Правда, в объяснениях к иллюстрациям указывается, к какой странице текста относится каждая иллюстрация. Однако такой метод нельзя признать удачным, так как не всегда бывает возможным найти, к какой части текста данной страницы относится та или иная иллюстрация. К рисункам даны русские названия, между тем в тексте помещены латинские; определяющий сам должен догадаться, к какому из латинских названий относится данный рисунок. Например, рис. 22 изображает запятовидную щитовку. Этот рисунок отнесен к стр. 107, где упоминаются щитовки, относящиеся к трем различным родам. К которому же из них должен начинающий отнести запятовидную щитовку?

Досадно, что при крайне малом количестве рисунков, помещенных в рецензируемой работе, некоторые из них невозможно использовать вследствие непродуманности объяснений к ним, а также отсутствия соответствующих объяснений в тексте. Так, на уже упомянутом рис. 22 ни слова не сказано об изображенной на нем ветке растения, сильно пораженной щитовкой. Что дает начинающему рисунок без объяснений в тексте? То же можно сказать и о рис. 17, где изображено жилкование крыльев стрекоз без объяснений.

Для удобства определения, с нашей точки зрения, было бы гораздо целесообразнее поместить рисунки в соответствующем месте текста, а не в конце книги.

Рис. 23-а, изображающий, согласно объяснению к нему, мертвоеда, только вводит читателя в заблуждение: так выглядят не все, а лишь некоторые представители этого семейства жуков. Мертвоеды из рода Necrophorus выглядят совершенно иначе.

Следует отметить, что качество большинства рисунков рецензируемой работы не выдерживает никакой критики (например, рис. 26).

Много лучшего оставляют желать и определительные таблицы. Морфологические характеристики, помещенные в них, взяты — и местами весьма небрежно — из других книг (тлей — из работы В. П. Невского, 1929; чешуекрылых жуков и других групп — из определителя насекомых Европейской части СССР, 1948; жуков — также из определителя жуков Г. Г. Якобсона, 1932). Между тем указания на первоисточники, из которых взяты те или иные данные, в работе отсутствуют.

Явно неудачен своеобразный принцип построения определительных таблиц (четыре категории тез и антитез) — он только запутывает пользующихся этим определителем.

Непонятен принцип, по которому авторы рецензируемой работы дают определительные таблицы представителей некоторых подотрядов, например кокцид, только до рода, тогда как других, соседних подотрядов, например тлей,— до вида. В предисловии же к данной работе (стр. 5) сказано, что насекомое «может быть определено до видового названия», и никаких оговорок больше нет.

То же можно сказать и о принципе составления таблиц для определения родов и видов: для одного и того же семейства введены определительные таблицы в одних случаях до рода, в других — до вида. Так, например, для жужелиц из рода Amara (стр. 146—147) даны определительные таблицы до вида (A. aenea Dg. и др.), а представителей родов Calosoma, Carabus (стр. 143), Zabrus (стр. 147) до вида определить нельзя. Можно привести целый ряд подобных примеров по различным семействам жесткокрылых (пластинчатоусых, щелкунов, чернотелок, долгоносиков), а также по другим отрядам (цикадовых) и т. д.

В определителе допущен ряд грубых ошибок, совершенно недопустимых в подобных изданиях. Так, авторы считают, что «мухи» и «двукрылые» являются синонимами — «двукрылые насекомые, или мухи (Diptera)» (стр. 315). Это положение они подчеркивают на стр. 317 (строки 10 и 11 снизу) в заголовке «Таблица для определения семейств, родов и видов двукрылых (мух)». Однако в тексте они вводят в отряд двукрылых и представителей подотряда Nematocera, т. е. сами же себе противоречат.

Допущены ошибки в характеристике и других отрядов. Так, на стр. 260 о жилковании чешуекрылых сказано, что «радиальная жилка ветвится на переднем крыле на пять жилок, обозначаемых первой, второй и т. д.». Это сразу же неправильно ориентирует читателя, так как далеко не у всех чешуекрылых имеется пять ветвей радиуса. Однако об этом в пособии не сказано ни слова.

Вследствие некритического списывания определительных таблиц с нескольких источников произошел ряд грубых ошибок в названиях насекомых и характеристике некоторых родов и видов, например бражников. Так, на стр. 292—293 дается определительная таблица бражников, отнесенных авторами рецензируемой работы к двум родам — Deilephila и Celerio. Правильно определить по этой таблице не только включенные в нее виды, но и роды невозможно, прежде всего потому, что в род Deilephila авторы включили виды бражников, которые с точки зрения современной систематики относятся к трем разным родам — Pergesa (вид P. elpenor L.), Hippotion (H. celerio L.) и Celerio (C. hippohaes Esp.). Между тем другие виды рода Celerio (C. lineata, C. livornica и C. euphorbiae) правильно оставлены авторами в этом роде.

Кроме того, в характеристику рода Deilephila (стр. 292, теза 4/5) в рецензируемом пособии включены признаки современного рода Deilephila[2]: «все крылья темнозеленые с коричневыми изогнутыми резкими линиями». В результате виды D. elpenor L., D. celerio L. и D. hippophaes Esp., которые в данном пособии включены в род Deilephila, определить не удается, так как окраска рисунков крыльев этих видов совсем иная.

Встречается путаница в названии родов и видов насекомых. Вместо Aphis malvae Koch. написано A. rhamni Fonsc. (стр. 95), вместо Aphis gossypii написано A. frangulae (стр. 96); ошибочность последнего названия была доказана еще Мамонтовой (1950). Вместо Aphis medicaginis Koch. написано Aphis laburni Kalt. (стр. 96); последнего в Узбекистане нет. Вместо Brachycaudus написано Anuraphis (стр. 97) и т. д. В морфологической характеристике тлей (стр. 87) авторы допустили грубую ошибку, утверждая, что волоски на усиках тлей бывают «черепитчатые, поперечно-полосатые и т. д.».

В работе встречается большое количество опечаток, например, на стр. 293 напечатано D. euphorbiaceae вместо D. euphorbiae. Многие из опечаток неоднократно повторяются: например, на стр. 94 напечатано Nevskyi вместо Nevsky, а на стр. 93 — даже Hevskyi и т. д.

Большое количество неточных выражений создает у пользующихся определителем неясные представления. Так, например, на стр. 30 (первый абзац сверху) в характеристике отряда стрекоз написано, что «жилкование крыльев состоит из семи продольных и поперечных жилок». У читателя является естественный вопрос — а сколько же продольных и сколько поперечных жилок?

Можно было бы указать еще много подобных недочетов, но это сильно увеличило бы объем рецензии.

Резюмируя наши замечания, мы должны еще раз подчеркнуть, что название данного пособия не соответствует его содержанию. Подбор материала в рецензируемой работе случаен, в связи с чем в нее попал ряд видов насекомых, не связанных ни с хлопковыми и люцерновыми полями, ни с их ближайшим окружением. Включены

---

[2] В этот род сейчас входит только один палеарктический вид — D. nerii L., встречающийся лишь в Крыму и на Кавказе.

в эту работу также многие европейские виды насекомых, не встречающиеся в Средней Азии. В то же время не вошли в работу некоторые обычные обитатели хлопковых и люцерновых полей Узбекистана.

Иллюстраций крайне мало, и к тому же они плохо выполнены; ссылок на них в тексте не имеется, объяснения к иллюстрациям непродуманы, неточны или вовсе отсутствуют. Все это ни в какой мере не облегчает определение насекомых.

Неудачный принцип построения определительных таблиц (четыре категории тез и антитез) и некритическое списывание с определительных таблиц других источников (к сожалению, без указания этих источников) только запутывают пользующегося рецензируемым определителем.

Грубейшие описки и обилие опечаток дают начинающим энтомологам неправильную ориентировку в систематике насекомых.

Таким образом, работа Р. А. Алимджанова и Ц. Г. Бронштейн «Насекомые хлопковых и люцерновых полей Узбекистана» не может быть рекомендована для использования в качестве пособия ни учащимся, ни практическим работникам.

И. К. Лопатин, Е. П. Луппова, М. Н. Нарзикулов,
Ю. Л. Щеткин, Ю. К. Антова, И. И. Линдт

О. Л. КРЫЖАНОВСКИЙ, **ЖУКИ-ЖУЖЕЛИЦЫ РОДА CARABUS СРЕДНЕЙ АЗИИ, ОПРЕДЕЛИТЕЛИ ПО ФАУНЕ СССР**, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР, вып. 52, Изд-во АН СССР, М.—Л., 1953, 134 стр., 110 рис., тираж 1500 экз., цена 8 руб. 55 коп.

Рецензируемая книга О. Л. Крыжановского опубликована в известной серии «Определители по фауне СССР», издаваемой Зоологическим институтом АН СССР, под общей редакцией акад. Е. Н. Павловского. Большая часть из книг этой серии не только являются пособиями для определения, но одновременно представляют собой новейшие сводки по систематике и географическому распространению (иногда и с биологическими данными) той или иной систематической группы животных. Поэтому появление каждого очередного выпуска серии вызывает живейший интерес у советских зоологов.

Последнее в полной мере должно быть отнесено и к рецензируемой книге. О. Л. Крыжановский, знаток подсемейства настоящих жужелиц (Carabinae), дает не только пособие для определения среднеазиатских представителей рода Carabus, но и оригинальную сводку по карабофауне советской Средней Азии и прилежащих районов, притом первую в нашей зоологической литературе.

Работа касается мало изученной группы представителей рода Carabus и посвящена весьма интересному с биогеографической точки зрения району. Поэтому она представляет интерес не только для энтомологов-систематиков, но и вообще для зоогеографов. Последнее подчеркивается и тем, что рассматриваемый в книге род Carabus относится к насекомым, наиболее интересным с зоогеографической точки зрения, дающим ценный материал для общих зоогеографических выводов.

Рецензируемая работа отличается высокими достоинствами.

Основой книги является ее «Систематическая часть» (стр. 31—128). В ней, в порядке принятой автором классификации рода Carabus, описываются все виды, известные из Средней Азии. Последняя, в понимании автора, «включает среднеазиатские республики СССР (Узбекскую, Туркменскую, Таджикскую и Киргизскую), большую часть Казахстана (кроме севера) и значительную часть Синьцзяна: южную Джунгарию, Кашгарию и весь Тянь-Шань на восток до Курук-Тага и Баркуля» (стр. 23).

Для указанной территории приведено 97 видов (с подвидами — 114 форм). Из этого числа О. Л. Крыжановским описываются впервые два вида (Carabus kirghisorum и C. grigorjevi) и три подвида (C. mandibularis buchtarmensis, C. martynovi karatavensis и C. fedtschenkoi kondarensis).

Описание среднеазиатской карабофауны построено по такой системе. Сначала дается характеристика подродов, затем секций, относящихся к ним, и видов, входящих в эти секции.

Для политипических видов сперва дается общевидовая характеристика, затем характеристика каждого подвида, в том числе и номинального, что является правильным с методологической и практической точки зрения и последовательно проводится автором. Но почему-то О. Л. Крыжановский делает исключение для трех видов, когда видовая характеристика объединяется с характеристикой номинального подвида. Так автор поступает при описании C. mandibularis (стр. 65—66), C. bessarabicus (стр. 78—79) и C. akinini (стр. 107—108). В последнем случае отступление от принятой автором системы описания политипических видов приводит к неточности: для вида в целом даются размеры 18—25 мм, а для подвида C. a. puellus — 16—23 мм.

При описании видов сначала дается морфологическая характеристика, затем — географическое распространение, и приводятся экологические данные, если таковые известны. Морфологические описания детальны и тщательно сделаны, причем автор всегда подчеркивает пределы индивидуальной изменчивости. Географическое распространение указывается автором очень точно.

Выясняя распространение отдельных видов, автор проделал, как это видно, большую работу по расшифровке часто очень общего и неточного этикетажа изученных им коллекционных материалов. При этом он проявил к коллекционным данным должное критическое отношение, по нашему мнению, большей частью оправданное. Лишь в очень редких случаях скептицизм автора кажется нам чрезмерным: например, в отношении распространения в Приисcыккулье (район Пржевальска, Терской Ала-Тау) C. transiliensis и C. cicatricosulus (стр. 47 и 52) или в Киргизском Ала-Тау — C. eous (стр. 91). С другой стороны, автор без знака вопроса приводит явно ошибочное указание горного вида C. puer для г. Токмака (стр. 113).

Приводя данные по распространению отдельных видов, О. Л. Крыжановский, к сожалению, недостаточно резко подчеркивает слабую изученность ареалов подавляющего большинства из них. Поэтому у читателя создается впечатление об узости ареалов многих видов, чего в большинстве случаев на самом деле нет. Например, автор приводит C. elisabethae лишь для Заилийского Ала-Тау (стр. 107); на самом деле этот вид встречается и в западной части Кунгей Ала-Тау, и в Киргизском Ала-Тау, причем, по нашим данным, в восточной половине последнего хребта является одним из наиболее обычных видов Carabus.

В успешной разработке вопросов распространения среднеазиатских Carabus автору помогло хорошее знание географии Средней Азии, в частности Тянь-Шаня. Географических неточностей у автора немного. Можно указать на следующие. Город Токмак находится не в восточной части Киргизского Ала-Тау (стр. 64), а в Чуйской долине. Бассейн р. Сарыджаса относится не к бывш. Джаркентскому уезду (стр. 94), а к Пржевальскому. Кетмень Тюбе находится в долине Нарына, а не Сусамыра (стр. 104). Река Кеген находится за пределами Киргизской ССР (стр. 108). Река Оттук не впадает в оз. Сон-Куль (стр. 107). Перевала Джеты-Огуз в Терскей Ала-Тау не существует (стр. 113). Указанные неточности не меняют общего хорошего впечатления от зоогеографической стороны книги.

В начале «Систематической части» помещена определительная таблица подродов, секций и видов; подвиды в таблицу не включены, что с методической точки зрения правильно. Непонятные исключения сделаны лишь для подвидов C. akinini (стр. 37) и C. turcomanorum (стр. 39—40) и даже для одной морфы C. regulus (стр. 32). Определительная таблица составлена очень хорошо, особенно если принять во внимание специфические трудности составления таковой для среднеазиатских Carabus.

Понимание автором объема рода и вида основывается на правильных методологических позициях. Род он понимает широко, чего нельзя не приветствовать, так как, к сожалению, в зоологической литературе до сих пор сплошь и рядом можно встретить тенденцию «rododробительства», научно не обоснованную, затемняющую истинные филогенетические отношения между отдельными видами или группами видов.

Эти отношения автор выражает применением внутриродовых категорий, группируя виды по подродам и секциям. Те и другие автор устанавливает убедительно, опираясь не только на морфологические черты, но и на географическое распространение, и на экологию (если она известна).

О. Л. Крыжановский придерживается также широкой концепции вида. В ряде случаев формы, описанные как самостоятельные виды, низводятся им в ранг подвидов. С этих позиций обработаны виды C. erosus, C. turcomanorum, C. fedtschenkoi и др. В большинстве случаев с автором следует согласиться. Нам кажется неправильным лишь объединение C. tanypedilus в один вид с C. brachypedilus и C. turcomanorum (правда, сам автор считает в данном случае свою схему «первым приближением»). Если две последние викарирующие формы, близкие морфологически, с большой уверенностью можно считать подвидами одного вида, то этого нельзя сказать о C. tanypedilus. Последняя форма резко отличается морфологически (стр. 39 и 104—105); ареал ее полностью совпадает с ареалом brachypedilus + turcomanorum, даже в части глубокого захождения на северо-восток, в Центральный Тянь-Шань (восточная часть Киргизского Ала-Тау). Предполагать здесь экологический викариат не приходится, так как речь идет о формах, живущих в самой разнообразной экологической обстановке. Между прочим, C. tanypedilus и C. turcomanorum описаны из одного района.

К сожалению, автор практически не во всех случаях придерживается своей широкой концепции вида. Например, C. subparallelus и C. turkestanus трактуются им как самостоятельные виды (стр. 62—64). Между тем формы subparallelus, turkestanus и kungeicus, крайне близкие морфологически, с одинаковой экологией, занимают сплошной ареал, внутри которого замещают друг друга, и должны считаться лишь подвидами одного вида.

Номенклатура, в частности синонимика, разработана хорошо. Вызывает лишь удивление употребление термина «секция sensu stricto» в тех случаях, когда в состав подрода входит лишь одна секция. Ясно, что этот термин имеет смысл лишь тогда, когда в подроде имеется две секции или более, например Cratocephalus s. str., Deroplectes s. str. и пр.

Систематической части книги предпослано небольшое по объему, но содержательное введение (стр. 9—30).

В первом разделе — «Морфологическом очерке» (стр. 9—16) — даются сведения по морфологии взрослых насекомых, приводятся данные о строении яйца, личинки и куколки.

Морфологические сведения о жуках по объему достаточны для пользования систематической частью книги. Описания ясные и точные. Следует возразить лишь против такого сравнения: «Внутренняя доля максилл имеет форму птичьей головы» (стр. 9). Ведь птичья голова бывает различной формы, и сравнение с ней ничего не дает для понимания строения внутренней доли максилл. Следовало бы уточнить разницу между пентаплоидной и гептаплоидной структурой надкрылий (стр. 11).

Во втором разделе введения — «Биология» (стр. 16—19) — разбираются вопросы питания, жизненного цикла и некоторых черт экологии. Раздел много дает для лиц, которым придется работать по углубленному изучению среднеазиатских Carabus. Указание автора на олиготермность Carabus хорошо иллюстрируется качественным и количественным обилием их в более северных районах Средней Азии по сравнению с более южными.

Следует добавить, что распространение и зональное размещение горных форм Carabus также хорошо иллюстрируют и их мезофильность. Наибольшее число видов населяет среднюю зону гор (кустарниково-лесную и частью субальпийскую), где выпадает и максимальное количество осадков. Наибольшее количественное обилие Carabus в Центральном Тянь-Шане отмечается для хребтов восточного Прииссыккулья (бассейны рр. Тюп и Джергалана) — района особо высокого увлажнения.

В следующем разделе, посвященном «Основам систематического разделения среднеазиатских Carabus и обзору важнейших групп» (стр. 19—22), излагаются взгляды автора на систематическое положение подвидов и секций и на их генетические связи.

Большой интерес представляет собой последний раздел введения, озаглавленный «Общий очерк географического распространения среднеазиатских Carabus» (стр. 22—30). Здесь описываются эколого-географические группировки среднеазиатских видов и приводится анализ этих группировок.

Особое внимание уделяется автором карабофауне гор Средней Азии. Как результат анализа ее предлагается зоогеографическое районирование этих гор. Автор устанавливает три провинции (термин не совсем удачный — обычно в биогеографии им обозначаются более крупные подразделения): первая — Джунгаро-Тяньшаньская — включает весь Центральный и Восточный Тянь-Шань и, кроме того, хребты Джунгарский Ала-Тау и Боро-Хоро; вторая — Западно-Тяньшаньская — провинция включает «западные склоны Ферганского хребта, Таласский Ала-Тау, Чаткальский, Пскемский, Угамский хребты, Каржан-Тау, Кара-Тау и их предгорья» (стр. 30); наконец, к третьей провинции — Памиро-Алайской — отнесены хребты Алайский и Туркестанский и вся горная страна, лежащая к югу от них.

Это зоогеографическое районирование в целом можно признать удачным. Неприемлемым, с нашей точки зрения, является лишь отнесение Алайского и Туркестанского хребтов к устанавливаемой автором Памиро-Алайской провинции. Карабофауна гор, ограничивающих с юга Ферганскую долину, т. е. северных склонов Алайского и Туркестанского хребтов, типично «западнотяньшаньская», состоит в основном из видов тяньшаньского подрода Cratocephalus и чужда карабофауне южнее лежащих гор (собственно Гиссаро-Памира некоторых зоогеографов), где представителей этого подрода уже нет. Действительно, здесь около 70% видов Carabus принадлежит к названному подроду (C. kaufmanni, C. hauseri, C. validus, C. alajensis, C. turcomanorum turcomanorum, C. t. brachypedilus, C. tanypedilus, C. pupulus) и лишь немногие принадлежат к формам, характерным для южнее лежащих хребтов (C. stschurowskii, C. staudingeri?, C. emmerichi). Кроме того, карабофауна Алайского и Туркестанского хребтов отличается видовым богатством, что характерно именно для Тянь-Шаня.

Таким образом, Алайский и Туркестанский хребты должны быть отнесены к Западно-Тяньшаньской провинции (может быть, в качестве округа или участка). Следует напомнить, что то же имеет место при районировании гор Средней Азии на основании изучения других групп животных, например птиц и млекопитающих. Это давно установлено советскими биогеографами.

Несколько слов об иллюстрациях, качество и количество которых имеет большое значение для книги, являющейся определителем.

Рисунки четки и очень хороши (несколько хуже выполнены лишь рис. 14 и 43). Но карты (стр. 23 и 89) слишком схематичны и мало что дают читателю. При этом на карте-схеме распространения подрода Cratocephalus границы некоторых секций очень неточны (например, Cratocechenus, Pseudotribax).

Количество рисунков кажется нам недостаточным. Помещено мало изображений жуков (14 из 97 видов); следовало бы их число увеличить, дав изображения представителей особенно характерных для Средней Азии секций (например, Eotribax, Cratocechenus, Alipaster, Ophiocarabus и др.).

Необходимо было бы поместить схематическое изображение жука (сверху, снизу и сбоку) с указанием названий частей тела. Равным образом следовало бы поместить изображения различных типов скульптуры надкрылий.

Сделанные нами замечания по работе О. Л. Крыжановского не снижают высокого качества рецензируемой книги. Последняя является ценным вкладом в нашу зоологическую литературу и с удовлетворением встречена энтомологами, зоогеографами и всеми интересующимися фауной Средней Азии.

Д. П. Дементьев

А. Н. ПОПОВА, **ЛИЧИНКИ СТРЕКОЗ ФАУНЫ СССР (ODONATA). ОПРЕДЕЛИТЕЛИ ПО ФАУНЕ СССР,** издаваемые Зоологическим институтом АН СССР, 50, Изд-во АН СССР, М.—Л., 1953.

Появление книги А. Н. Поповой, посвященной личинкам стрекоз,— явление, которое не может быть обойдено молчанием. До сих пор описание личинок (и не всех) и краткие определители их давались только в популярных изданиях (Липины, Дьяконов, Попова), в которые входили исследования по отдельным частям территории СССР и которые, конечно, не могли быть пособиями при серьезных научных работах.

В книге А. Н. Поповой мы можем найти описания личинок, сопровождаемые четкими тотальными и фрагментными изображениями их, и в этом ее основное значение, как и отличие от всего того, что имелось в нашей литературе.

Книга построена по общему для подобных академических работ плану, т. е. начинается введением, в котором дается морфолого-анатомический очерк; затем идут описания биологии, пользы и вреда, врагов и паразитов, сбора, изучения и воспитания личинок, литература, специальная часть. Нет сомнения, что книга полезна, так как это первая сводка, подводящая итоги изучения личинок стрекоз СССР. Ценно, что автор широко использовал сведения, которыми располагает зарубежная одонатология. Привлекают внимание описания строения личинок — они подробны и достаточно четки. Хорошо составлены определительные таблицы. Наконец, ряд личинок описывается впервые. Гидробиологи, ихтиологи и, конечно, энтомологи получили пособие, которое очень облегчит их труд, а в некоторых случаях даст и новые возможности для работы.

Отмечая положительное значение книги, мы не можем не отметить и отрицательных моментов, которые снижают ее ценность.

К недостаткам в построении книги следует отнести, например, то, что автор не нашел нужным дать ни общей характеристики фауны стрекоз СССР с указанием видов, ни отметить (за редким исключением) хотя бы в родовых описаниях, что приводятся не все виды, так как часть их неизвестна по личиночным фазам. Поэтому в книге отсутствуют не только виды, но даже роды, и фауна Odonata СССР выглядит очень бедной. Такое положение усугубляется еще тем обстоятельством, что в общей части книги отсутствует раздел, посвященный географическому распространению стрекоз на рассматриваемой территории.

Не всегда можно согласиться и с номенклатурой, применяемой автором. Так, например, автор не обратил внимания на сообщение Н. Н. Акрамовского (1948) о том, что название для серой азиатской лютки — Sympycna peadisca Brau. неверно, так как Brauer (1877) неверно определил этот вид. В действительности эту форму стрекозы впервые выделили русские энтомологи Якобсон и Бианки в 1905 г. под именем S. braueri, а вид в целом был описан еще Selys Longchamps в 1887 г. под именем annulata. Также вызывает возражение указание, что европейско азиатский подвид американской стрекозы Aeschna subarctica elisabethae Djac. вдруг потерял свое таксономическое значение и превратился в вариацию, хотя морфологический и географический критерии подвида проявлены очень четко.

Раздел «Биология» написан схематично, а в некоторых случаях и непонятно. Так, перечисление стрекоз, живущих в проточных водах, ограничено всего тремя родами, хотя это малая часть того, что есть на самом деле.

В параграфе о питании удивляет заключение, что личинки стрекоз Anisoptera относятся к хищным, прожорливым насекомым. Но разве Zygoptera питаются растительной пищей и не являются хищниками?

Раздел о пользе и вреде стрекоз занимает всего $^{1}/_{3}$ страницы и почти не характеризует рассматриваемого вопроса, хотя в действительности есть немало данных о пользе и вреде и imago, и larva: истребление вредных кровососущих насекомых (Павловский, Незлобинский и др.), истребление мелких рыб и их кормов или, наоборот,— значение стрекоз как корма для рыб (Березина, Бартенев и др.).

Есть погрешности в списке литературы: Так, с одной стороны, перечисляются такие работы, как Н. Адегунг «Массовый лёт стрекоз в С.-Петербурге», где нет ни одного слова о личинках, а с другой стороны, не упоминаются работы, посвященные именно личиночной фазе — например, работы Б. Ф. Белышева «К биологии и систематике Epitheca bimaculata Charp. в Кулундинской степи», напечатанная в 1951 г. в «Энтомологическом обозрении».

Анализируя определительные таблицы, надо констатировать, что они не всегда дают точные признаки, по которым можно было бы с уверенностью считать определение законченным. В качестве примера можно привести следующие данные, которые мы находим на стр. 89: «8(9). На расстоянии приблизительно $^{1}/_{5}$ общей длины». И это для маленькой жаберной пластинки! А в антитезе 9(8) уже читаем: «На расстоянии приблизительно $^{1}/_{6}$ общей длины». В ряде случаев сообщается об исключениях некоторых видов, например, при определении рода (стр. 64, 88, 122), что легко может вызвать ошибки в определениях.

Рассматривая специальную часть, мы должны сделать следующее замечание: наряду с хорошими описаниями личинок и прекрасными рисунками, имеется и ряд существенных недостатков и ошибок. Так, для вида Agrion virgo L., неверно указание, что личинки водятся «в реках и ручьях с сильным течением». Повторяется явно ошибочное описание кладки яиц, которое в свое время дал Колесов (1930) для Somatochlora

metallica Lind., совершенно противоречащее устройству генитальной пластинки самки этого вида и выбору места для сбрасывания яиц.

Наиболее слабо разработаны автором ареалы распространения стрекоз: из 77 приведенных ареалов по крайней мере 36 вызывают недоумение. Часть из указанных ареалов ошибочна, а часть более чем неточна. Отметим те, приведение которых особенно сильно противоречит действительности. По автору, Agrion virgo L. распространен по всей Сибири, хотя в действительности этот вид захватывает самую южную ее часть. Ошибочно указание на заселение Сибири видом A. splendens Harr., который на восток доходит только до Байкала. Указано распространение Lestes viridis Lind. в Европейской части СССР, хотя этот вид обитает только на самом юге. L. barbata Fabr., по А. Н. Поповой, встречается только на юге Европейской части СССР, хотя известно, что этот вид летает и в ее средней части, и даже в Западной Сибири. Для L. sponsa Hans. дается неправильный ареал — «Сибирь, Средняя Азия, Южное Приморье». Значит, в Якутске, Забайкалье, на Сахалине этот вид отсутствует? Но это неверно. Распространение Ophiogomphus cecilia Four. указано только для Европейской части Союза, хотя этот вид летает и по всей Сибири, вплоть до Тихого океана, и в Средней Азии. И если даже автор считает O. obscura Bart. и O. reducta Calv. самостоятельными видами, а не подвидами названного вида, то и тогда O. cecilia Four., в соответствии с литературными данными (Бартенев, Внуковский, Лепнева и др.), должна быть указана для Западной Сибири. Aeschna squamata Müll. причисляется к видам, свойственным только северу Сибири, а в действительности вид летает и в Барабинской степи, и около Иркутска, т. е. по всей ее средней, а местами и южной части. Для Ae. juncea L. отмечается: «Сибирь, Забайкалье, Южное Приморье, Южный Сахалин». А этот вид имеется на Северном Сахалине, в Северном Приморье и на Камчатке. Ae. viridis Ever., по А. Н. Поповой, ограничена в распространении на восток Западной Сибирью, хотя еще в 1912 г. А. Н. Бартенев привел этот вид для Уссурийского края.

Ae. cyanea Müll. вводится в фауну Западной Сибири, очевидно, по ошибочному указанию С. Д. Лаврова (1927) для Омска или М. Д. Рузского (1926) для Карачей. На эту ошибку указал в свое время В. В. Внуковский (1928). Cordulia aenea L. на востоке приводится только для южной части Приморского края, а в действительности этот вид распространен до Камчатки, Охотского побережья и Сахалина. Somatochlora metallica Lind. на восток распространена по всей Сибири вплоть до Японии, а автор указывает ее ареал на восток до р. Енисея. Так же неверно указание на распространение S. arctica Zett. только в Северной Европе. Этот вид летает, например, и в Польше, что показал Фудаковский (Fudakowski, 1930), подтвердив указание старых авторов. Для Sympetrum scoticum Don. подчеркивается нахождение на востоке только в южной части Приморского края, хотя вид летает по Охотскому побережью и на Камчатке. Так же неверно дан ареал S. vulgatum L. Неправильно указано распространение Leucorrhinia dubia Lind.: «Средняя полоса Сибири до Байкала, Сахалин». Значит, этот вид отсутствует в Забайкалье, Уссурийском крае и имеет разорванный ареал на востоке?

Очевидно, автор не принял во внимание, откуда был описан восточный подвид — L. orientalis Selys. Да и едва ли можно отнести к средней полосе Сибири устье р. Енисея, где этот вид был найден еще в прошлом столетии Трибомом (Trybom). Наконец, давая ареал Pantala flavenscens Fabr., автор указывает для СССР только Таджикистан, упуская Уссурийский край, Сахалин и Камчатку.

Это только некоторые ошибки, а к ним добавляется много неточностей, касающихся географических определений.

Выше мы уже говорили о литературном указателе, но к этому вопросу приходится вернуться, так как для каждого вида в специальной части указывается «ведущая, основная литература». И вот тут мы неизменно находим почти у каждого вида указание на популярную, учебную книжку Липина или Липиных, популярный определитель А. Н. Поповой, такой же определитель Дьяконова; получается, что одно и то же описание или один и тот же рисунок упоминается при каждом виде несколько раз, и не указывается, какая из книг является первоисточником. Например: стр. 159 — Aeschna subarctica var. elisabethae Djac.; в «ведущей литературе» находим, «May, 1933 : 105», хотя Мэй дает описание личинки этого вида по Валькеру (Walker, 1912). Не проще ли и не правильнее ли было бы дать указание только на Валькера, как на первоисточник?

В целом следует указать, что книга «Личинки стрекоз» — нужное и вполне своевременное издание, но она требует ряда поправок, что нужно иметь в виду работающим с ней. Мы позволим себе рекомендовать самое широкое использование описаний и прекрасных рисунков, к которым надо во всех случаях обращаться после определений по таблицам; в результате этого можно будет быть уверенным, что вид определен правильно.

Б. Ф. Белышев

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. «Зоологический журнал» печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам теоретической и практической зоологии. Особое внимание журнал уделяет зоологическим проблемам, связанным с сельским хозяйством и здравоохранением, а также с вопросами рыбного и пушного хозяйства.

2. Статьи не должны превышать 1 авт. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки и список цитированной литературы).

3. Детально история вопроса излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

4. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде сжато изложенных параграфов.— 6. Список литературы.

5. Рукописи должны быть переписаны на машинке на одной стороне листа. Страницы должны быть перенумерованы. В заголовке статьи следует указать, откуда она исходит. Должны быть приложены точный адрес и имя и отчество автора.

6. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке, или от руки, разборчивым (печатного типа) почерком.

7. Никакие сокращения слов, имен, названий, как правило, не допускаются. Допускаются лишь общепринятые сокращения — мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п.

8. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Каждая таблица должна иметь свой порядковый номер и заглавие, указывающие на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

9. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должны быть обозначены: автор, название статьи и номер рисунка.

10. Иллюстрации (рисунки, диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фото — контрастные, чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов).

11. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

12. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински, например: водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, в противном случае — первая буква рода и видовое название по-латински, например: A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

13. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов (1932) или Браун (Brown, 1941). При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется только по-русски.

14. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке алфавита (должны быть указаны: фамилия автора, инициалы, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

15. Редакция «Зоологического журнала» оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

16. Корректура по причинам, не зависящим от редакции, автору не предоставляется. Поэтому текст присылаемой рукописи является окончательным и должен быть тщательно приготовлен, выверен и исправлен. Вместо корректуры автору высылаются контрольные гранки. Никакие изменения текста гранок (за исключением восстановления пропущенного набора текста) не могут быть использованы.

17. Авторам предоставляется 50 оттисков их статей бесплатно.

Т-04428 Подписано к печати 16 V 1955 г. Тираж 3600 экз. Зак. 1149
Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$. Бум. л. $6^7/_8$. Печ. л. 18,84 Уч.-изд. л. 21,3

2-я типография Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

СОДЕРЖАНИЕ

Краткие сообщения

Рецензии

80

Цена 22 руб. 50 коп.

ОТКРЫТА ПОДПИСКА
НА ЖУРНАЛЫ АКАДЕМИИ НАУК СССР
на 2-ое полугодие 1955 года

Название журналов	Количество номеров в полугодие	Полугодовая подписная цена
Автоматика и телемеханика	3	27
Акустический журнал	2	18
Астрономический журнал	3	27
Биохимия	3	36
Ботанический журнал	3	45
Вестник Академии наук СССР	6	48
Вестник древней истории	2	48
Вопросы языкознания	3	36
Доклады Академии наук СССР (без переплета)	18	180
Доклады Академии наук СССР (с 6 папками, коленкоровыми с тиснением)	18	192
Журнал аналитической химии	3	18
Журнал высшей нервной деятельности имени И. П. Павлова	3	45
Журнал общей биологии	3	22.50
Журнал общей химии	6	90
Журнал прикладной химии	6	63
Журнал технической физики	6	90
Журнал физической химии	6	108
Журнал экспериментальной и теоретической физики	6	72
Записки Всесоюзного минералогического общества	2	24
Зоологический журнал	3	67.50
Известия Всесоюзного географического общества	3	27
Исторический архив	3	45
Коллоидный журнал	3	22.50
Математический сборник	3	54
Микробиология	3	36
Почвоведение	6	54
Прикладная математика и механика	3	36
Природа	6	42
Советское востоковедение	3	36
Советское государство и право	4	60
Советская этнография	2	36
Успехи современной биологии	3	24
Успехи химии	4	32
Физика металлов и металловедение	3	45
Физиологический журнал СССР имени И. М. Сеченова	3	36
Физиология растений	3	27
Известия Академии наук СССР:		
Отделение литературы и языка	3	27
Отделение технических наук	6	90
Отделение химических наук	3	48
Серия биологическая	3	36
Серия географическая	3	27
Серия геологическая	3	45
Серия геофизическая	3	27
Серия математическая	3	27
Серия физическая	3	36
Реферативный журнал, серии:		
Астрономия и геодезия	6	45.60
Предметный указатель к серии «Астрономия и геодезия» за 1953—1954 гг.	1	32
Биология	12	180
Геология и география	6	120
Математика	6	45.60
Предметный указатель к серии «Математика» за 1953—1954 гг.	1	32
Механика	6	45.60
Предметный указатель к серии «Механика» за 1953—1954 гг.	1	32
Физика	6	120
Предметный указатель к серии «Физика» за 1954 г.	1	78
Химия	12	216
Предметный указатель к серии «Химия» за 1953 — 1954 гг.	2	100
Биологическая химия (раздел Реферативного журнала «Химия»)	12	54

ПОДПИСКА ПРИНИМАЕТСЯ

городскими и районными отделами «Союзпечати», отделениями и агентствами связи, магазинами «Академкнига», а также конторой «Академкнига» по адресу: Москва, Пушкинская ул., д. 23.